ББК 28.7
Б 93

Ответственный редактор
доктор исторических наук **А. И. Першиц**

Рецензенты:
член-корреспондент **С. А. Арутюнов**
кандидат биологических наук **Е. З. Година**
доктор исторических наук **Ю. И. Семенов**

Бутовская М. Л., Файнберг Л. А.
Б 93 У истоков человеческого общества (Поведенческие аспекты эволюции человека).— М.: Наука. 1993.— 256 с.
ISBN 5-02-010173-7

Монография — наиболее полное исследование предпосылок возникновения человеческого общества. На основе собственных оригинальных материалов и данных других ученых авторы выделяют общие закономерности социального поведения в сравнительном ряду приматов.

Б $\frac{1908000000-145}{042(02)-93}$ 380—93, II полугодие **ББК 28.7**

ISBN 5-02-010173-7

ВВЕДЕНИЕ

В этой книге речь пойдет об исследованиях поведения приматов и современного человека и о том, что нового и важного эти исследования могут внести в наши представления относительно проблемы эволюции человека и общества.

К сожалению, этологическим источникам информации в этнографической и антропологической литературе до сих пор уделялось явно недостаточное внимание. Такое положение вещей вполне объяснимо и связано с объективными и субъективными факторами: 1. Если о сходстве морфологии гоминид и обезьян можно судить весьма точно, то любые рассуждения о поведении наших гоминидных предков всегда являются весьма предположительными; 2. Определенную отрицательную роль сыграли социоэтологические и социобиологические исследования (см. глава 1), некорректно использовавшие сведения по этологии животных и человека, способствовавшие пропаганде животной природы человека и примененные в политике для обоснования естественности классового неравенства, расизма и войн (Ardrey, 1966; Morris, 1967; Tiger, Fox, 1980). В настоящее время, когда в литературе преобладают идеи о биосоциальной (Беляев, 1981; Ефимов, 1981) или интегрально-социальной (Зубов, 1983; Орлов, 1974) природе человека, существуют реальные условия для того, чтобы осмыслить этологические материалы, избегая при этом крайностей биологизаторства либо социологизаторства.

Проблема возникновения общества является одной из важнейших и наиболее спорных в истории первобытного общества. Для ее решения необходимо использовать данные различных научных дисциплин — не только исторических, но и биологических. Особенно большую роль в реконструкции первичных форм социальной организации может сыграть этология приматов и других высших млекопитающих.

В недавнее время отечественными и зарубежными исследователями было опубликовано несколько работ, посвященных биологическим предпосылкам возникновения социальной организации. Во всех этих работах обращалось внимание на большое значение приматологии для изучения ранних этапов истории первобытного общества. Из наших ученых об этом писали, например, Л. В. Алексеева, М. Л. Бутовская, М. А. Дерягина, Л. А. Файнберг. Немецкие исследователи второй половины 70-х и 80-х годов Г. Беренс и Г. Темброк в своих публикациях отмечали, что анализ организации и поведения современных

обезьян служит важным источником информации о групповой организации и внутригрупповых отношениях у ранних гоминид. Американский исследователь П. Рейнольдс посвятил целую монографию доказательству того, что социальное поведение древнейших гоминид развилось на солидном фундаменте биологических предпосылок. Убеждение в необходимости использовать данные приматологии в социогенетических реконструкциях разделяют многие отечественные и зарубежные историки первобытного общества и антропологи (Алексеева, 1978; Бутовская, 1985а; Файнберг, 1980; Behrens, 1976; Reynolds, 1981; Tembrock, 1981, 1987).

Мысль о необходимости учета приматологических данных для изучения истоков социогенеза не нова. Еще Ф. Энгельс подчеркивал наличие определенной преемственности между формами организации животных предков человека и социальной организацией древнейших людей. Он писал: «Наши обезьяноподобные предки, как уже сказано, были общественными животными: вполне очевидно, что нельзя выводить происхождение человека, этого наиболее общественного из всех животных, от необщественных ближайших предков» (Маркс, Энгельс, Т. 20. С. 488—489).

Некоторые советские исследователи еще в довоенный период стремились развить эту мысль Ф. Энгельса. Так, один из основателей отечественной первобытноисторической науки А. М. Золотарев был убежден, что «существует несомненная генетическая связь между человеческим обществом и животным стадом... Если бы на протяжении многих лет эволюционного развития животные предки человека не выработали известных рефлексов стадного общения, не могло бы возникнуть человеческое общество» (Золотарев, 1964).

К сожалению, до последних десятилетий не представлялось возможным конкретизировать эти положения со сколько-нибудь значительной степенью достоверности. Слишком мало было известно о структуре стад обезьян в естественных условиях, о формах группового поведения. Совершенно недостаточными сведениями располагала первобытноисторическая наука и о природных условиях, в которых происходило превращение древних высших обезьян в прегоминид, а последних в древнейших гоминид. В частности, было неясно, насколько эти природные условия близки тем, в которых обитают современные крупные антропоиды — шимпанзе и гориллы.

Неоднократно предпринимавшиеся в прошлом попытки использовать в качестве источника реконструкции наиболее ранних этапов социогенеза наблюдения над обезьянами в зоопарках мало что дали первобытно-исторической науке. Группы обезьян, живущие в зоопарках, обычно собраны из разных стад. В них часто нарушено нормальное для того или иного вида обезьян соотношение полов. В результате для таких обезьян характерен значительно более высокий, чем в естественных условиях, уро-

вень агрессивного поведения, проявлений зоологического индивидуализма, борьбы самцов из-за самок и т. п. Экстраполяция подобных отношений на прегоминид и древнейших гоминид создавала неверную картину связей между членами древнейшего предчеловеческого и человеческого объединения, приводила к переоценке значения подавления полового инстинкта и других проявлений зоологического индивидуализма в процессе социогенеза (Семенов, 1966).

Лишь проведенные в основном в последние два десятилетия длительные наблюдения обезьян в естественных условиях позволили с известной долей достоверности, но пока еще далеко не до конца и не всегда однозначно представить и интерпретировать структуру стад различных видов низших и высших обезьян, а также отдельных популяций одного вида, обитающих в разных природных условиях. Изучение жизни обезьян в естественной обстановке создало хорошую основу и для исследования на качественно новом уровне животных, живущих в условиях неволи или полувольного содержания, т. е. в клетках, вольерах, заказниках. Теперь проверяют, соответствует ли структура стада, избранного для исследования, структуре стада обезьян того же вида, но живущего в естественных условиях. Только при наличии сходства по всем основным параметрам (численности, половозрастному составу, соотношению высокоранговых и низкоранговых особей и т. д.) начинают исследования (Чалян, Мейшвили, 1989а). Результаты их позволяют в условиях эксперимента установить многие особенности группового поведения приматов, дополняют данные специалистов, наблюдающих этих животных в естественных условиях.

Что же в организации стад обезьян, их поведении может, на наш взгляд, учитываться при реконструкции наиболее ранних этапов социогенеза? Изучение комплексов показателей группового поведения многих видов обезьян от низших до антропоидов и эволюции группового поведения позволяет утверждать, что виды обезьян с наиболее гармоничным развитием показателей группового поведения, т. е. наличием баланса между дружелюбным и агрессивным поведением,— это виды наименее специализированные в морфологическом и экологическом плане. Они ближе стоят к эволюционной магистрали, если пользоваться выражением А. А. Зубова, чем виды с менее гармоничным развитием комплексов показателей группового поведения (Зубов, 1983; Бутовская, 1987).

Поэтому при использовании материалов приматологии для реконструкции начальных этапов социогенеза целесообразно в первую очередь исходить из данных о видах обезьян с гармоничным развитием показателей группового поведения. К таким видам относятся макаки-резусы и бурые, шимпанзе и гориллы, в какой-то мере павианы анубисы и чакма.

Цель данной книги — доказать перспективность и необходимость поведенческих исследований применительно к решению

проблем эволюции человека. Мы попытались: 1. Показать необходимость комплексного исследования проблем происхождения человеческого общества с учетом этологических материалов; 2. Уяснить возможность применения конкретных этологических подходов к изучению различных аспектов поведения приматов, включая человека; 3. Провести сравнительный анализ групповой организации разных видов приматов; 4. Выявить этологические механизмы социальной интеграции у приматов; 5. Провести анализ значения родственных связей для функционирования социальных структур; 6. Уточнить особенности сексуального поведения разных видов приматов и их связь с конкретными социальными структурами; 7. Обнаружить предпосылки зарождения орудийной деятельности и «культурных» традиций на уровне низших узконосых обезьян и антропоидов; 8. Построить с учетом всего вышеизложенного модель социальной организации ранних гоминид, описать наиболее вероятный характер взаимодействия особей в группе, показать комплексный характер развития системы поведения на ранних этапах гоминизации.

Лев Абрамович Файнберг ушел из жизни, не дождавшись появления этой книги. Он был настоящим ученым и много сделал для развития истории первобытного общества. Во многом благодаря ему эта наука получила современное актуальное звучание. Лев Абрамович был замечательным человеком и улыбка его украшала наш Институт, а общение с ним доставляло искреннюю радость всем знакомым и близким. Пусть эта последняя его книга будет ему научным памятником и пусть следующие поколения исследователей запомнят его имя и дело. Запомнят, что это был Настоящий Хороший Человек.

Глава первая

ЭТОЛОГИЯ КАК НАУКА

Слово «этология» использовалось во второй половине XVIII—начала XIX в. только применительно к человеку «для обозначения и интерпретации характера путем изучения жестов» (Thorpe, 1974). Как самостоятельная научная дисциплина этология возникла и оформилась в начале XX в. Вначале она занималась определением и сравнительным анализом различных стереотипных движений и инстинктов животных. Возникновение этого научного направления связано с работами У. Крэйга, Ч. О. Уитмена, О. Хейнрота. Вершины своего развития классическая этология достигла в трудах К. Лоренца, Н. Тинбергена, К. фон Фриша.

Классическая этология основной упор в своих исследованиях делала на объяснении феномена мотивации (Lorenz, 1950). Предложенная К. Лоренцом гидравлическая модель поведения, казалось, объясняла действие всех его регуляторов: при росте мотивации (например, при лишении животного пищи) происходит накопление специфической энергии, которая относится только к данному типу поведения. Накапливаясь, энергия неизбежно должна найти выход. В результате в случае с пищевой депривацией животное демонстрирует двигательную активность, направленную на поиски пищи. После того как определенный поведенческий акт завершается (животное насытилось), наступает фаза покоя. В этот период данное поведение (в нашем случае пищевое) нельзя уже обнаружить (Меннинг, 1982). С накоплением этологических знаний стало очевидно, что концепции побуждения и активации, лежащие в основе мотивационного анализа, не облегчают, а, напротив, усложняют поведенческие исследования. Возникли серьезные сомнения в полезности моделей, объясняющих мотивацию накоплением энергии (Хайнд, 1975).

Несмотря на то что представители классической школы основное внимание уделяли изучению врожденных, генетически обусловленных форм поведения, необходимо все же отметить, что объектом их исследования являлась целостная система поведения, включающая не только врожденные, но и приобретенные элементы.

Современная этология представляет собой новую фазу исследований, связанных с поведением человека и животных, тесно взаимодействующих со сравнительной психологией, зоопсихологией. В настоящее время можно говорить о формировании своеобразной синтетической науки о поведении, изучающей широкий

спектр вопросов относительно его эволюции, определения адаптивной и функциональной значимости, исследования механизмов развития поведения и контроля за отдельными его проявлениями (Дьюсбери, 1981).

Этологи осознают, что поведение в естественных условиях связано с морфологией объекта, прежде всего со строением нервной системы (Мантейфель, 1987). Происходит явный отход этологов от традиционных исследований в области «эволюции инстинктов». Первоочередная задача ученых уже не сводится к определению, насколько и какая форма поведения определяется генотипом животного или влиянием внешней среды. Л. В. Крушинский (1977) писал, что вопрос о врожденных или приобретенных формах поведения попросту лишен смысла. Задача может состоять в уяснении уровня развития поведения, «высоты психики» и способности к определенным действиям у представителей разных таксонов (по мнению А. Н. Северцова (1922) их следует рассматривать как врожденные), а также степени вариабельности этих действий, которая вряд ли является наследственной.

Важным вкладом этологии в развитие социальных дисциплин является доказательство определенной канализации развития поведения животных и человека. По современным этологическим представлениям, поведение не детерминируется генетически. Однако это не означает, что оно безгранично податливо в своем формировании к воздействию среды. Существует определенная поведенческая предрасположенность у животных и человека, связанная с наличием пределов для научения особей. Ограничения накладываются самой природой сенсомоторного аппарата индивидов, их способностями к восприятию информации, свойствами нервной системы (Hinde, 1987a).

В настоящее время многие этологи отказываются от представлений, связанных с мотивацией, считая, что этим понятием описываются в основном явления, «природа которых недостаточно понята» (Дьюсбери, 1981. С. 200).

Природу поведения объясняют на разных уровнях: физиологическом, психологическом, этологическом. К физиологическим механизмам относят нервные, гуморальные и сенсорно-перцептивные. Физиологический подход к изучению явлений поведения сталкивается, однако, с серьезными трудностями. Дело в том, что поведение и физиологические механизмы, с ним связанные, постоянно оказывают взаимное влияние друг на друга. С одной стороны, физиология как будто бы управляет поведением, с другой,— получается, что поведение регулирует физиологические процессы. К примеру известно, что эндокринная система влияет на проявление агрессивного поведения, однако известно также, что уровень гормонов в крови животных может изменяться под влиянием поведения. Такая тесная взаимозависимость физиологии и поведения позволяет предположить, что «физиология... является скорее внутренним механизмом его реализации, но не причиной и движущей силой» (Овсяников, Бадридзе, 1989. С. 1016).

Ключ к пониманию природы поведения Н. Овсяников и Я. Бадридзе предлагают искать на психологическом уровне. Для понимания психологических механизмов поведения эти авторы предлагают использовать понятие психологического комфорта. Психологический комфорт представлен в модели как движущая сила поведения. Любая поведенческая реакция может описываться в виде двух психологических состояний — комфорта и дискомфорта. Психологический комфорт представляет собой некое равновесное психологическое состояние, в котором особь находится, если отсутствуют противоречия между потребностью, текущей активностью и окружающими ее средовыми факторами. Равновесное, комфортное состояние всегда эмоционально положительно. Переход к состоянию дискомфорта осуществляется, когда один из трех перечисленных факторов вступает в противоречие с другими. Изменения эти сопровождаются появлением отрицательных эмоций.

Модель Н. Овсяникова, Я. Бадридзе предполагает, что поведение животных всегда направлено на поддержание состояния психологического комфорта и приведение всех параметров в соответствие друг с другом. Положительным моментом этой гипотезы является универсальность ее применения к анализу поведения на индивидуальном уровне. Второй важный момент — попытка поиска механизмов, работающих в пределах самой системы поведения. И третий момент, на который хотелось бы обратить внимание,— признание способности животных прогнозировать ход событий в социальной и физической среде и корректировать свои действия с учетом возможных изменений. Здесь отражены позиции современной этологии относительно роли бессознательного и сознательного в поведении животных (Hinde, 1987a). Отрицательными моментами модели психологического комфорта являются ее неоднозначность и отсутствие реальных методов измерения эмоционального состояния, внутреннего равновесия, оценки потребностей животного. В этологическом подходе, разрабатываемом Р. Хайндом (1987b), основной упор делается на анализе внутренних этологических механизмов поведения на индивидуальном и групповом уровнях. Этот подход подчеркивает несводимость закономерностей функционирования поведения на более сложном социальном уровне к сумме проявлений поведения на более низком уровне (рис. 1) (Hinde, 1987a).

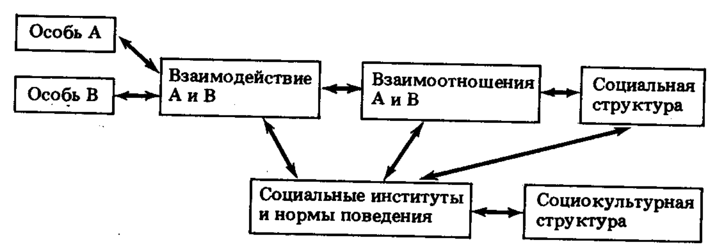


Рис. 1. Взаимоотношения разных уровней сложности социального поведения
Стрелка указывает на взаимозависимость уровней

В последнее время основной упор в этологических исследованиях делается не на анализе абстрактного поведения отдельных особей, а на изучении взаимодействий и взаимоотношений между ними. И эта тенденция хорошо отражена на схеме. Предполагается, что каждая из взаимодействующих друг с другом особей имеет определенные представления о вероятном поведении партнера, пригодном в данной ситуации. Необходимые представления особи получают на основе предшествующего опыта общения с другими представителями своего вида. Контакты двух незнакомых особей, носящие отчетливо враждебный характер, часто ограничиваются лишь сериями демонстраций. Такого общения бывает достаточно, чтобы один из партнеров признал себя побежденным и продемонстрировал подчинение. Происходит все это мирным путем как раз благодаря способности особей определять силу и возможности соперника по его внешним признакам (размерам, упитанности и здоровью, возрасту, манере держаться, темпераменту и т. д.). Если конкретные особи взаимодействовали между собою много раз, то между ними возникают определенные взаимоотношения, осуществляющиеся на общем фоне социальных контактов. Чтобы правильно оценить характер взаимоотношений между особями и объяснить их причины, нужно представлять себе, что (Hinde, 1987a): 1. Поведение каждого партнера зависит от прошлого, настоящего и ожидаемого поведения партнера; 2. Поведение во взаимодействии зависит от обоих особей; 3. Разные типы взаимодействий в пределах отношений в паре могут влиять друг на друга; 4. В разных взаимоотношениях особь может вести себя различно. Важно понять психические закономерности, лежащие в основе такой поведенческой вариабельности.

Вместе с тем рисунок 1 отчетливо показывает, что следует избегать прямых параллелей при сравнительном анализе, ибо все уровни социальной сложности испытывают взаимное влияние друг на друга. Многие виды человеческой деятельности специфичны и носят символический характер, понять который, можно лишь обладая знаниями относительно социального опыта данного индивидуума и особенностей социально-культурной структуры общества (Hinde, 1987a). Ограничение этологических сопоставлений человек — животное происходит также вследствие разнообразия человеческих культур и поведенческих различий между видами в пределах одного рода у животных. Внешнее сходство поведенческих и психологических характеристик не всегда обязательно предполагает сходство базовых механизмов и одинаковое функциональное значение демонстрируемого поведения.

Социальная среда для всех животных является своеобразной «оболочкой», которая окружает особей и видоизменяет, трансформирует воздействие на них со стороны физической среды. Социальность поэтому можно рассматривать в качестве универсальной адаптации животных к среде обитания. Чем сложнее и гибче социальная организация, тем бóльшую роль она играет

в защите особей данного социума. Пластичность социальной организации может рассматриваться как одна из причин, обеспечивающих приматам быструю приспособляемость к разным внешним воздействиям. И именно поэтому усложнение и повышение устойчивости социальных структур могут рассматриваться, на наш взгляд, как необходимая предпосылка антропосоциогенеза.

Этология на современном этапе пытается найти ответы на ряд вопросов, решение которых было невозможно на базе традиционных теорий мотивации и инстинкта. Прежде всего предстоит решить вопрос: почему социальные системы у животных и человека всегда структурированы и почему эти структуры практически всегда организованы по иерархическому принципу?

Сети отношений между особями описываются у животных в понятиях родственных, сексуальных связей, систем доминирования, индивидуальной избирательности. У человека сети отношений существенно более разнообразны. Сети могут перекрываться (например, в группах у приматов ранговые, родственные и репродуктивные отношения), но могут и существовать независимо друг от друга (например, сети отношений подростка в семье и школе со сверстниками в современном человеческом обществе). Группы особей, вступая во взаимоотношения друг с другом, образуют социальную структуру представителей данного вида. Важно подчеркнуть, что между уровнями социальной сложности существует постоянное взаимное влияние.

Японские приматологи уже в средине 60-х годов пришли к убеждению, что каждая особь, являясь представителем вида и членом конкретной социальной организации, вносит вклад в развитие последней (Itani, Suzuki, 1967; Imanishi,1965). Свойства конкретной особи влияют на формирование характерных черт социальной структуры вида. Чтобы подчеркнуть значимость индивидуальности для функционирования социума, ими был даже введен специальный термин «specia», который обозначал сообщество особей одного вида (Imanishi, 1965). Каждая особь вида — яркая индивидуальность. Ее присутствие или отсутствие в группе приводит к конкретным социальным перестройкам. Именно японским исследователям принадлежит идея о возрастании индивидуальной вариабельности при переходе от простых видов к более сложным (Takasakiama, 1967. Цит. по: Asquith, 1986). Наряду с существенной ролью каждой индивидуальности в определении уникальных характеристик конкретной группы осуществляется также и обратное влияние вышестоящих социальных структур на формирование индивидуальных свойств особей. По мнению Р. Хайнда, во всех случаях более высокий уровень обладает более сложными специфическими свойствами, которые отсутствуют на предшествующих ступенях (Hinde, 1987a). В человеческом обществе существенное влияние на поведение отдельного индивида оказывают социальные институты, нормы поведения и вся социокультурная структура (рис. 1). Однако социальные

события в человеческом обществе трудно бывает понять исходя исключительно из этого влияния. Но и ошибочно было бы считать, что основные принципы социальной психологии и социологии можно раскрыть на основе анализа поведения отдельного человека.

Предложенная Р. Хайндом схема универсальна и применима к исследованиям поведения всех млекопитающих. Она позволяет устранить основные недоразумения между представителями биологических и социальных наук относительно возможностей сравнительного анализа поведения человека и животных, которые происходят вследствие неадекватного понимания диалектических отношений между характеристиками особей и уровнями социальной организации. Схема позволяет также представить, на каких уровнях возможно искать сходство в поведении человека и животных.

Этологи пытаются объяснить причины различий в поведении особей противоположного пола, выявить механизмы внутригрупповой интеграции, объяснить закономерности деления групп у животных и причины, заставляющие особей определенного пола покидать родную группу. Чрезвычайно много усилий прилагается к исследованию общих закономерностей распределения особей в пространстве.

Важно отметить, что представители западной и японской этологических школ по-разному подходят к решению указанных проблем. В то время как западные специалисты пытаются объяснить поведение отдельной особи и эволюцию социальных структур с эволюционных позиций в понятиях репродуктивного успеха, японские ученые постоянно подчеркивают, что различия в поведении разных видов и различия социальных структур нельзя объяснить как адаптацию к различным экологическим условиям, приобретенную в ходе эволюции. Представители японской приматологической школы подходят, как нам кажется, вплотную к постулированию специфических закономерностей развития поведения (с учетом возможности саморазвития системы поведения и существования внутренних движущих сил развития этой системы). Признается, что разные предпосылки в сходных экологических условиях могут привести к возникновению принципиально различных свойств в поведенческих системах у разных видов и что существенную роль в возникновении поведенческих различий играют также исходные морфофизиологические характеристики особей и уровень развития их головного мозга.

ПОВЕДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА (этнические аспекты)

Для реконструкции поведения прегоминид и ранних гоминид наряду с данными по этологии приматов можно использовать информацию о разных аспектах поведения современного человека.

Любые исследования поведения человека традиционно вызывали и вызывают бурные научные дискуссии по поводу о его

врожденном (биологическом по сути) или приобретенном характере. Крайняя биологизация человеческого поведения, предложенная в работах некоторых классических этологов и их популяризаторов сыграла чрезвычайно отрицательную роль, породив в целом негативное отношение к этологии человека не только у философов, но и у социологов, антропологов, этнографов. В настоящее время некоторые сходные концепции развивают в своих работах социобиологи. Они справедливо указывают на существование врожденной способности человека к обучению в онтогенезе, однако понимают это явление слишком буквально: человек, с их точки зрения, запрограммирован на обучение четко предопределенных вещей — полигамии, доминирования мужчин над женщинами, проведению церемоний инициации (Borgia, 1980; Lockard, 1980). В качестве врожденных человеческих признаков выделяются страх перед пресмыкающимися и тяготение к среде обитания, напоминающей по типу парковую саванну, т. е. ту среду, в которой, по распространенным в современной науке представлениям, возник человек (Wilson, 1984). Признание биологической детерминации основ человеческого социального поведения привело социобиологов к частичному или полному отрицанию влияния социоэкономических условий на формирование культуры, идеологии и морали. С такой позицией вряд ли можно согласиться.

Значительный интерес для антропологов, историков первобытного общества и этнографов могут представлять исследования невербальной коммуникации человека и раннего онтогенеза социального поведения. Исследования данного направления, по-видимому, в недалеком будущем позволят реально прояснить вопросы о существовании исходного единства проявлений элементарных эмоций у представителей всех рас, вероятность их модификаций на межэтническом уровне; о существовании исходных меж- и внутрирасовых врожденных различий уровня поведенческой адаптации. Рассмотрим подробнее намеченные этологами пути решения указанных проблем. Исследования проявлений эмоций в эволюционном аспекте традиционно связаны с детальным изучением морфологии элементов поведения, в основе которой лежат механизмы двигательной координации. По форме многие элементы поведения оказываются сходными у разных видов. Но при межгрупповом сопоставлении значительно более важным бывает установить причины проявления этих элементов и пути их интеграции в иерархическую организацию поведенческих систем (Van Hooff, 1976). Я. Ван Хуфф проследил существование гомологической связи целого ряда мимических выражений человека и обезьян. Прежде всего это касается проявления тревоги, угрозы, злости, улыбки, смеха. Исследования этого автора указывают на значительную долю генетического компонента в выражении элементарных эмоций. К сожалению, этологи, как правило, уделяют слишком мало внимания вопросу о различиях между эмоциями и поведением, зачастую смешивая эти

понятия или полагая, что эмоции являются непосредственной причиной проявления конкретного поведения (Masters, 1979).

Поразительно сходно развитие основного репертуара эмоциональных выражений у слепо-глухонемых детей — представителей разных рас (Eibl-Eibesfeldt, 1972). Демонстрация общих видоспецифических для человека мимических выражений, имеющих универсальный характер, не означает полного отсутствия культурных различий. Они, несомненно, имеют место и «связаны со степенью проявления мимики и ситуациями, при которых эмоции проявляются (Van Hooff, 1976).

Различия между человеком и остальными приматами в проявлении мимических выражений носят принципиальный характер: у обезьян мимика используется для регуляции отношений особей, ее основная функция заключается в информации об отношении демонстратора к объекту; у человека же мимика отражает его восприятие среды или подкрепляет и дополняет вербальную коммуникацию. Исследование эволюции мимики представляет собой один из наиболее удачных примеров, доказывающих возможность и необходимость применения этологических методов при решении вопросов эволюции и вариабельности поведения. Данные Я. Ван Хуффа и других авторов заставляют избегать категоричных утверждений о культурной регуляции эмоций и отсутствии универсальных символов эмоций для человечества в целом, получивших, к сожалению, определенную популярность среди этнографов (Birdwhistell, 1963).

Интересные исследования невербальной коммуникации детей провели некоторые этологи и социобиологи, изучив реакцию новорожденных на изменение окружающей среды. В результате были выявлены устойчивые различия по степени возбудимости у представителей основных человеческих рас: новорожденные европеоиды и негроиды легко начинали плакать, их было трудно успокоить, тогда как монголоиды демонстрировали прямо противоположную реакцию; в дискомфортных ситуациях (когда новорожденным затыкали нос рукой или клали в неудобную позу, направляли в глаза яркий свет) европеоиды и негроиды оказывали активное сопротивление, а монголоиды спокойно продолжали лежать, не пытаясь изменить положение тела, переключались на дыхание ртом, быстрее прекращали моргать при ярком свете (Freeman, 1979). Межэтнические различия отмечены по степени адаптации младенцев к окружающей среде. Сравнение детей японцев, китайцев и навахо выявило повышенную чувствительность и раздражимость у японских детей; по адаптации к свету, реакции на затыкание носа, скорости успокоения японские дети больше походили на навахо, чем на китайцев. Существование межэтнических различий в общении матерей с младенцами описано Д. Фриманом (1979). Матери-англичанки чаще общались с детьми с помощью вербальной коммуникации и дети реагировали на это, активно двигая руками и ногами, а матери-навахо отличались исключительной молчаливостью, для привлечения внимания младенцев они использовали глаза, и дети отвечали взглядом, но оставались при этом неподвижными.

В настоящее время трудно отрицать существование врожденных расовых различий по способности к адаптации к физической среде, связанных с исходной степенью развития психомоторики и физической координацией. Негроиды по этим показателям значительно опережают монголоидов и европеоидов: новорожденные африканцы способны держать голову и даже пытаются ползти в первые сутки своей жизни, они раньше начинают ходить (в среднем на месяц по сравнению с европеоидами и на два — с монголоидами) (Freeman, 1979). Несомненно, индивидуальные врожденные особенности поведения оказывают влияние на формирование определенного психологического типа у представителей разных этнических групп. Зависимость вариаций в форме проявления улыбки, злости, легкости полового возбуждения от этнической принадлежности у представителей одной расы признается в настоящее время большинством этологов и социобиологов. Я. Я. Рогинский (1938. С. 99) писал в своей классической работе: «Психологический тип эскимоса иной, чем индейца дакота, тип андаманского пигмея отличен от типа туземца Австралии арунта, но решающая роль этих отличий не может быть установлена без анализа истории их формирования, не говоря уже о значении социально-экономической формации и сводимых к ней взаимоотношений между членами коллектива». Среда способна оказать огромное влияние на формирование определенного психологического типа. Известно, что принципиальные различия психического типа могут иметь место у близких в антропологическом отношении этносов (например, коряков и тунгусов) (Рогинский, 1938).

Этология человека в комплексе с этологией приматов может значительно расширить наши представления об общих закономерностях пространственных взаимоотношений на внутри- и межгрупповом уровнях. Распределение особей (групп) в пространстве происходит не случайным механическим образом, а зависит от целого ряда причин. Пространственное поведение у животных и человека может проявляться в форме: 1) «индивидуальной дистанции»; 2) персонального пространства; 3) территориальности; 4) персонализации среды (Плюснин, 1990а). «Индивидуальная дистанция» представляет собой расстояние, на котором особи одного вида держатся друг от друга. Она непосредственно зависит от психологических и социальных качеств особей. По всей видимости, существуют видоспецифические тенденции, определяющие допустимые границы расстояний между индивидами, находящимися в различных по качеству и интенсивности социальных отношениях. У одних видов приматов, например у бурых макаков, практикуются постоянные тесные контакты между дружелюбно настроенными животными. И «индивидуальная дистанция» в этих случаях равна нулю. Другие виды, например яванские макаки, не терпят длительных тактильных контактов,

понятия или полагая, что эмоции являются непосредственной причиной проявления конкретного поведения (Masters, 1979).

Поразительно сходно развитие основного репертуара эмоциональных выражений у слепо-глухонемых детей — представителей разных рас (Eibl-Eibesfeldt, 1972). Демонстрация общих видоспецифических для человека мимических выражений, имеющих универсальный характер, не означает полного отсутствия культурных различий. Они, несомненно, имеют место и «связаны со степенью проявления мимики и ситуациями, при которых эмоции проявляются (Van Hooff, 1976).

Различия между человеком и остальными приматами в проявлении мимических выражений носят принципиальный характер: у обезьян мимика используется для регуляции отношений особей, ее основная функция заключается в информации об отношении демонстратора к объекту; у человека же мимика отражает его восприятие среды или подкрепляет и дополняет вербальную коммуникацию. Исследование эволюции мимики представляет собой один из наиболее удачных примеров, доказывающих возможность и необходимость применения этологических методов при решении вопросов эволюции и вариабельности поведения. Данные Я. Ван Хуффа и других авторов заставляют избегать категоричных утверждений о культурной регуляции эмоций и отсутствии универсальных символов эмоций для человечества в целом, получивших, к сожалению, определенную популярность среди этнографов (Birdwhistell, 1963).

Интересные исследования невербальной коммуникации детей провели некоторые этологи и социобиологи, изучив реакцию новорожденных на изменение окружающей среды. В результате были выявлены устойчивые различия по степени возбудимости у представителей основных человеческих рас: новорожденные европеоиды и негроиды легко начинали плакать, их было трудно успокоить, тогда как монголоиды демонстрировали прямо противоположную реакцию; в дискомфортных ситуациях (когда новорожденным затыкали нос рукой или клали в неудобную позу, направляли в глаза яркий свет) европеоиды и негроиды оказывали активное сопротивление, а монголоиды спокойно продолжали лежать, не пытаясь изменить положение тела, переключались на дыхание ртом, быстрее прекращали моргать при ярком свете (Freeman, 1979). Межэтнические различия отмечены по степени адаптации младенцев к окружающей среде. Сравнение детей японцев, китайцев и навахо выявило повышенную чувствительность и раздражимость у японских детей; по адаптации к свету, реакции на затыкание носа, скорости успокоения японские дети больше походили на навахо, чем на китайцев. Существование межэтнических различий в общении матерей с младенцами описано Д. Фриманом (1979). Матери-англичанки чаще общались с детьми с помощью вербальной коммуникации и дети реагировали на это, активно двигая руками и ногами, а матери-навахо отличались исключительной молчаливостью, для привлечения внимания младенцев они использовали глаза, и дети отвечали взглядом, но оставались при этом неподвижными.

В настоящее время трудно отрицать существование врожденных расовых различий по способности к адаптации к физической среде, связанных с исходной степенью развития психомоторики и физической координацией. Негроиды по этим показателям значительно опережают монголоидов и европеоидов: новорожденные африканцы способны держать голову и даже пытаются ползти в первые сутки своей жизни, они раньше начинают ходить (в среднем на месяц по сравнению с европеоидами и на два — с монголоидами) (Freeman, 1979). Несомненно, индивидуальные врожденные особенности поведения оказывают влияние на формирование определенного психологического типа у представителей разных этнических групп. Зависимость вариаций в форме проявления улыбки, злости, легкости полового возбуждения от этнической принадлежности у представителей одной расы признается в настоящее время большинством этологов и социобиологов. Я. Я. Рогинский (1938. С. 99) писал в своей классической работе: «Психологический тип эскимоса иной, чем индейца дакота, тип андаманского пигмея отличен от типа туземца Австралии арунта, но решающая роль этих отличий не может быть установлена без анализа истории их формирования, не говоря уже о значении социально-экономической формации и сводимых к ней взаимоотношений между членами коллектива». Среда способна оказать огромное влияние на формирование определенного психологического типа. Известно, что принципиальные различия психического типа могут иметь место у близких в антропологическом отношении этносов (например, коряков и тунгусов) (Рогинский, 1938).

Этология человека в комплексе с этологией приматов может значительно расширить наши представления об общих закономерностях пространственных взаимоотношений на внутри- и межгрупповом уровнях. Распределение особей (групп) в пространстве происходит не случайным механическим образом, а зависит от целого ряда причин. Пространственное поведение у животных и человека может проявляться в форме: 1) «индивидуальной дистанции»; 2) персонального пространства; 3) территориальности; 4) персонализации среды (Плюснин, 1990а). «Индивидуальная дистанция» представляет собой расстояние, на котором особи одного вида держатся друг от друга. Она непосредственно зависит от психологических и социальных качеств особей. По всей видимости, существуют видоспецифические тенденции, определяющие допустимые границы расстояний между индивидами, находящимися в различных по качеству и интенсивности социальных отношениях. У одних видов приматов, например у бурых макаков, практикуются постоянные тесные контакты между дружелюбно настроенными животными. И «индивидуальная дистанция» в этих случаях равна нулю. Другие виды, например яванские макаки, не терпят длительных тактильных контактов,

и особи, дружелюбно настроенные по отношению друг к другу, проводят время, располагаясь на расстоянии 50 см — 1 м друг от друга. Существуют и видоспецифические пределы расстояний, на которое особи допускают неприятных для них партнеров, находящимися с ними во враждебных отношениях.

«Индивидуальная дистанция» в человеческих обществах значительно варьирует в зависимости от культурной принадлежности, тем не менее возможно все же выявить некие универсально человеческие особенности этой формы поведения. «Индивидуальная дистанция» тесно сопряжена с феноменом персонального пространства.

Термин «персональное пространство» используется в основном для описания поведения человека. Концепция персонального пространства, разработанная антропологом Т. Холлом предполагает наличие четырех зон, которые структурируют социальное поведение человека по отношению к другим индивидам: интимной, персональной, социальной и публичной. Допуск других особей в каждую зону строго избирателен. По всей вероятности, понятие персонального пространства применимо и для объяснения поведения животных (в частности, приматов). Результаты наших собственных наблюдений свидетельствуют о том, что у приматов существуют аналоги всех четырех зон, правда, их размеры варьируют у разных видов. Обе эти формы пространственного поведения представляют собой способ защиты особи посредством создания вокруг себя «воздушного пузыря» и позволяют ей всегда находиться на некотором расстоянии от других индивидов (Плюснин, 1990а).

Территориальность и персонализация среды — две другие формы пространственного поведения,— очевидно, также универсальны и присущи человеку и животным (Altman, Chemers, 1980).

К сожалению, биологизация этих явлений у человека и социал-дарвинистическая интерпретация их основ привели к созданию упрощенных и в корне неправильных представлений (Ardrey, 1966; Morris, 1967). Такая интерпретация не только явилась причиной серьезных недоразумений между этологами и антропологами, но и во многом осложнила работу исследователей в этом направлении. А ведь территориальность и персонализация среды представляют собой как раз удачный пример поведенческих явлений, по которому может проводиться сравнительный анализ приматов и человека. Выявление общих закономерностей их функционирования наряду с учетом значительных качественных различий территориальности и персонализации среды на разных филогенетических уровнях может значительно расширить наши представления об универсальности основных принципов функционирования социальных структур на биологическом и социальном уровнях организации. Исследования территориальности и персонализации среды в первобытных и современных западных обществах позволяют выявить общечеловеческие видоспецифические свойства данных феноменов и вместе с тем определить

влияние культуры на формирование различий между разными общностями (Altman, Chemers, 1980). Постепенно накапливаются материалы относительно этих явлений в сообществах разных видов приматов (Фосси, 1990; Kummer, 1971; и др.). Применимость сходных методик для исследования территориальности и персонализации среды у приматов и человека делает эти формы пространственного поведения благоприятным и важнейшим объектом сравнительно-этологических работ. При соблюдении определенной доли осторожности данные, полученные по приматам и человеку, существенно облегчат решение важных вопросов антропосоциогенеза.

Подводя итоги, следует сказать, что этология может способствовать не только выявлению предпосылок антропосоциогенеза, но и решению вопросов, связанных с поведением человека современного вида. Теоретическим фундаментом этологии человека в настоящее время являются признание принципиальных различий между функцией и причиной, эмоцией и поведением, недопустимость сведения социального уровня организации к сумме поведения отдельных индивидуумов (Masters, 1979). В свете подобных представлений современные человеческие общества неправомерно приравнивать к сообществам животных вследствие принципиальных различий, лежащих в основе формирования этих структур.

Этологические методы позволяют выявить качественную специфику человеческого поведения на всех уровнях: надпопуляционном, групповом и индивидуальном. Подробный этологический анализ особенностей человеческого поведения может оказаться продуктивным при исследовании этнических стереотипов поведения, невербальной коммуникации «индивидуальной дистанции», территориальности, персонального пространства и других вопросов антропологии.

Этология занимает все более весомое место среди наук, изучающих человека. А этологические методы все шире используются в работе этнографов, исследующих различия социальных структур у представителей разных культур (Bailey, Aunger, 1989), и позволяют по-новому осветить феномены охоты и собирательства, отношения матери и ребенка в разных обществах, закономерности формирования половых различий в поведении, распределение социальных ролей в группе, оценить значение индивидуальных различий для успешного функционирования групп в разных культурах (Ohtsuka, 1989).

Этологические материалы могут оказаться полезными при решении широкого спектра вопросов истории первобытного общества, связанных с его зарождением и самыми ранними этапами развития, в частности таких, как взаимоотношения между полами, родственные связи, структура праобщины, возникновение истинного альтруизма, повышение роли отдельной особи в группе, пути возникновения экзогамии и инцест-табу, принципы взаимоотношений между соседними группами и т. д. Объективное

исследование этологических данных для выявления биологических предпосылок антропосоциогенеза не только не ведет к стиранию различий между животными и древнейшими людьми, но, напротив, позволяет выдвинуть конкретные аргументы против теорий, биологизирующих человеческие общественные отношения.

ЭТОЛОГИЯ КАК ИСТОЧНИК ПРИ ИЗУЧЕНИИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА И ОБЩЕСТВА

Проблема возникновения человека и общества — одна из наиболее сложных в проблематике первобытной истории. Трудность ее решения прежде всего связана с тем, что, с одной стороны, общественные формы эпохи нижнего палеолита были созданы людьми, поэтому их нельзя отождествлять с объединениями животных, а с другой стороны, эти люди относились к иному физическому типу, чем современный человек, что лишает нас возможности проводить прямые этнографические аналоги между обществами даже наиболее отсталых современных охотников и собирателей и обществами гоминид нижнего палеолита. К тому же наиболее низкие культуры из числа изучавшихся этнографами находятся на уровне не ниже мезолита. Поэтому нет этнографических аналогов не только для обществ питекантропов и неандертальцев, но даже для пришедших им на смену обществ, созданных людьми современного физического типа в начале верхнего палеолита.

Археологическая наука накопила большой материал о хозяйстве, орудиях труда и предметах домашнего обихода и в меньшей мере — о жилище людей нижнего палеолита. Палеоантропология реконструировала физический тип людей — создателей культурных ценностей и создала обоснованные гипотезы об уровне развития их мозга и нервной системы. Но эти данные при всей их значимости, взятые сами по себе, не позволяют даже гипотетически реконструировать социальную организацию древнейших и древних гоминид и этапы ее развития.

На наш взгляд, единственный возможный путь для подобной реконструкции состоит в следующем: не прибегая к прямым аналогиям ни с сообществами животных, ни с социальными структурами людей современного физического типа, к каким бы отсталым этнографическим группам они ни принадлежали, попытаться выявить у тех и других отдельные элементы возможных форм организации древнейших и древних гоминид, которые могли существовать в виде предпосылок или зародышей в структуре животных объединений и человеческих коллективов примитивных охотников и собирателей нового времени.

Мы исходим из того, что переход от животных объединений к раннему человеческому обществу не мог совершиться через полное разрушение зоологических объединений. В этом случае

переход от сообществ животных к социальной организации людей должен был бы совершаться через какой-то пусть даже кратковременный период отсутствия всякой организации, когда ее старые формы распались, а новые еще не сложились. Некоторые исследователи утверждают, что человеческое общество от объединений животных — высших обезьян, бывших предками первых гоминид, разделяет период, когда прегоминиды жили поодиночке или брачными парами после распада имевшихся у их предков объединений.

Нам думается, что в реальной жизни такое положение, если бы оно возникло, могло бы привести только к одному — уничтожению прегоминид их врагами — многочисленными и хорошо вооруженными хищниками плиоцена. Выжить и развиваться прегоминиды могли только в рамках каких-то социальных структур, переходных по своей внутренней сущности от животных сообществ к человеческим коллективам. При этом новое содержание скорее всего реализовалось в старой форме как единственно существовавшей. Постепенно эта форма изменялась под влиянием нового содержания, потребностей трудовой деятельности, но еще долгое время у прегоминид — австралопитеков и, видимо, стоящего на грани прегоминид и гоминид Homo habilis, вероятно, сохранялись унаследованные от высших обезьян структуры объединений и нормы поведения. У древнейших и древних гоминид некоторые черты структур и социальных институтов, такие, как экзогамия, матрилинейность и т. п., возникали под влиянием социальных факторов, но из предпосылок и зародышей, унаследованных от животных предков.

Прегоминиды и отчасти древнейшие гоминиды филогенетически во многих отношениях были сходны со своими предками — древними обезьянами. Но их экология (модели охоты), вероятно, имела определенные черты сходства с крупными хищниками, так как большая роль экологии в определении образа жизни всех живых существ к настоящему времени выявлена с достаточной определенностью и никем или почти никем не оспаривается. Вместе с тем, по-видимому, нет простой однозначной связи и зависимости между экологией и социальной организацией. Могут быть различные решения одних и тех же экологических проблем. С учетом вышесказанного для реконструкции типов организации прегоминид и самых древних гоминид представляется оправданным использование данных и об обезьянах.

Вместе с тем надо самым настоятельным образом подчеркнуть, что требуют очень большой осторожности любые выводы о причинах морфофизиологических и поведенческих отличий человека от других биологических видов нашей планеты или сходства их: сказанное можно проиллюстрировать на примере вопроса о причинах позднего физического и психического созревания человека по сравнению с другими приматами.

Как известно, по срокам созревания приматы образуют следующий ряд: низшие обезьяны, человекообразные обезьяны,

человек. Иными словами, по мере движения вверх по эволюционной лестнице сроки детства продлеваются и зрелость наступает все позднее. Часто это связано с увеличением объема знаний, получаемых не в результате генетического наследования, а посредством обучения, что в особенности относится к человеку. Конечно, подобное объяснение слишком однозначно и предполагает простую и прямолинейную связь между поздними сроками созревания и обучением.

На длительность детства, сроки наступления зрелости влияет и ряд других факторов. Так, крупные животные обычно живут дольше, и зрелость у них наступает позднее, чем у родственных им животных небольшого размера. Характерный пример сказанного — позднее наступление зрелости у слонов и носорогов (Asdell, 1964). У крупных, долго живущих животных и способность к деторождению обычно значительно ниже, чем у мелких форм. Это создает благоприятные условия для продолжительного периода детства и подросткового состояния и соответственно — игр и обучения.

Задержка физического созревания и особенно созревания мозга могла быть важным фактором в эволюции приматов и иметь большие последствия для развития социального поведения. При объяснении этого явления упор делается на возможность продолжительного обучения в ходе длительного детства и отрочества. Задумаемся, однако, так ли уж очевидно предположение, что малосоциальный орангутан обладает большими способностями к учению, чем высокосоциальные низшие наземные обезьяны.

Тем не менее, при всей осторожности, которую требуют любые выводы о причинах морфофизиологических и поведенческих различий между человеком и другими высшими млекопитающими, представляется несомненным, что этология является одним из важнейших источников для познания процессов возникновения и развития общества на разных его этапах — от самых ранних до сравнительно поздних.

ЭТОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ ПРОБЛЕМ ЭВОЛЮЦИИ ЧЕЛОВЕКА

Роль естественного отбора и биологических компонентов в эволюции человека и развитии общества не игнорируется отечественными исследователями. Однако в отличие от материалов социобиологов в этих работах отмечается существенная разница между сущностью социального в человеческом обществе и его биологическими предпосылками (Бутовская, 1985а; Тих, 1970; Файнберг, 1980).

Важной предпосылкой гоминизации, по-видимому, следует считать повышение роли этологической, ненаследственной информации в жизни приматов. Передача такой информации из поколения в поколение доказана многочисленными работами эволюционистов, этологов, психологов у птиц и млекопитающих и получила название «сигнальная преемственность» (Лобашов, 1961; Промптов, 1956). Освоение экстрагенетической информации осуществляется путем имитации и подражания, представляющих особый механизм научения наряду с условно- и безусловнорефлекторным (Фирсов, 1987). Явление научения тесно связано с механизмом запечатления (и человек не исключение из общего правила). Суть этого процесса сводится к тому, что особи способны перенять определенные формы поведения лишь в конкретные периоды своего онтогенеза. Явление «сигнальной преемственности» тесно взаимосвязано с генетической нормой реакции, определяющей конкретные периоды восприимчивости к обучению определенной форме поведения.

В отличие от утверждения социобиологов о том, что наследуется способность к обучению определенной форме поведения, по-видимому, следует признать: у животных существуют генетически фиксированные сроки восприятия и усвоения определенных типов информации. В процессе эволюции могло произойти удлинение чувствительных периодов, связанных с освоением протокультурных традиций, применением орудий, усовершенствованием методов защиты от хищников, добычи и обработки корма. Яркий тому пример — разнообразный возрастно-половой состав активно обучающихся особей в колониях макаков и шимпанзе (McGrew, Roger, 1983; Tsumori, 1967). Явление «сигнальной преемственности» и резкое увеличение роли прижизненного опыта в сравнительном ряду у приматов, по нашему мнению, наглядно свидетельствуют о неизбежности перехода от генетического способа фиксирования информации к новому, более совершенному — на основе памяти (Зубов, 1983).

Как правило, антропологи и философы рассматривают групповой отбор в качестве важнейшей движущей силы гоминидной эволюции (Алексеев, 1984; Зубов, 1976). Эту точку зрения разделяют в настоящее время и некоторые социобиологи (Melotti, 1985). Она в значительной степени подтверждается данными этологии приматов.

Важным фактором группового отбора уже на уровне низших узконосых обезьян выступает этологический механизм деления групп. Как показали длительные исследования степени генетического разнообразия макаков резусов на межгрупповом уровне, основная генетическая дифференциация происходит вследствие распада и образования групп (Chepko-Sade, 1979; Cheverud, Dow, 1985). Как ни парадоксально, но именно группы, связанные между собой общей предковой единицей, оказывались в генетическом и морфологическом отношениях наиболее различными. Оказалось, что при делении групп у макаков особи распределяются не случайно, а концентрируются по матрилинейному принципу.

Длительно существующие генеалогии делятся строго по линиям доминирования: высокоранговые особи входят в одну группу, низкоранговые — в другую. Таким образом, этологический механизм деления групп не только играет решающую роль в обеспечении максимального морфологического разнообразия двух дочерних групп, но и обеспечивает их исходные социальные различия. В то же время сходство протокультурных традиций у дочерних групп сохраняется и таким образом обеспечивается максимально разнообразная база (социальная и генетическая) для сохранения ценных традиций и передачи их потомству.

Деление группы у макаков, с нашей точки зрения, может рассматриваться как модель аналогичного процесса в популяциях древнейших гоминид. Этологические механизмы, обеспечивающие создание максимального генетического различия дочерних групп, представляют собой предпосылку зарождения новых социальных закономерностей, оказывающих существенное влияние на интенсификацию группового отбора.

В процессе гоминизации большую роль могла сыграть дифференциация поведения особей на индивидуальном уровне, связанная с уникальностью их прижизненного опыта в сочетании с индивидуальными психическими задатками. Индивидуализация поведения способствовала повышению пластичности функционирования группы в целом и обеспечивала определенный запас адаптаций к изменяющимся условиям среды.

Тенденция к развитию индивидуализации поведения прослеживается в сравнительном ряду приматов. Каждая особь в группе в течение жизни выполняет различные функции и играет разные социальные роли. Подростки и взрослые особи образуют независимые иерархические системы; при достижении половой зрелости часть особей определенного пола (самцы у макаков или самки у шимпанзе) покидает натальную группу и переходит в чужую, где они вынуждены «завоевывать» себе статус. Период достижения половой зрелости — наиболее ответственный в жизни особи. В это время она должна утвердить свои позиции в группе. Не случайно именно на период достижения половой зрелости приходится пик социальной, исследовательской и половой активности у приматов.

Особые запросы предъявляются к лидеру группы. От него требуется не только способность к регуляции внутригрупповых отношений, инициатива выбора направления движения при переходах, умение защитить группу в случаях опасности, но и ряд индивидуальных качеств — сообразительность, умение контактировать со всеми членами группы, инициативность. Последние черты поведения лидера в процессе эволюции приобретают особое значение. Например, у антропоидов подчиненные особи подстраиваются под поведение вожака и следят за любыми его действиями. Сам лидер группы постоянно привлекает внимание других особей (Chance, 1976). Одним из наиболее эффективных средств

такого рода выступают демонстрации и необычные формы поведения.

Степень индивидуализации поведения у наших предков, вероятно, находилась в прямой зависимости от той социальной роли, которую выполняла в группе конкретная особь. Эта тенденция, несомненно, получила свое дальнейшее развитие у гоминид.

С изучением индивидуальных особенностей поведения и выяснением роли отдельных особей в функционировании группы тесно связан вопрос о происхождении альтруизма. Сторонники социобиологического подхода сводят проявление актов альтруизма к реализации интересов отдельной особи, связанных с максимальным сохранением и распространением собственных генов в последующих поколениях (Wilson, 1975). В этом варианте, однако, отсутствует понимание того, что особь может вести себя двояко — отстаивая личные интересы (как независимая единица) и в ущерб собственным интересам (как часть единого целого). Модель реципрокного альтруизма подчеркивает неизменную взаимную выгоду такого поведения у животных и человека, отстаивает существование генетического компонента этого типа поведения (Trivers, 1971).

С нашей точки зрения, альтруизм можно представить себе как действия особей, направленные на благо всей группы. Его происхождение может быть связано с эволюционной тенденцией к повышению индивидуальной разнокачественности особей в группе. Для группы в целом полезными оказывались не только молодые и энергичные особи, но и денетыши, старики. Старые особи выполняли функцию передачи накопленного группового опыта, а детеныши представляли своеобразный резерв, от сохранения которого зависело будущее существование группы. Несомненно, что поддержка старых и калек в значительной мере определялась личными качествами этих особей, их умением и желанием активно участвовать в функционировании группы.

Часто эволюцию человеческого поведения в направлении альтруизма и коллективизма изображают как преодоление противоречий «животного индивидуализма» (Семенов, 1983). С нашей точки зрения, это не совсем справедливо. Биологический «коллективизм» выражен у обезьян достаточно отчетливо: многие элементы поведения связаны с обеспечением стабильных внутригрупповых отношений. На интеграцию группы направлены действия контролирующего животного, буферы агрессии, забота о чужих детенышах, кооперация и взаимопомощь. Существенную роль в развитии альтруизма могли сыграть способность к опознанию родственных особей и развитие значительных индивидуальных привязанностей. Анализ поведения обезьян позволяет предположить наличие реальных предпосылок, делающих более понятной возможность сохранения калек, стариков и детей у наших далеких предков даже в периоды неблагоприятных природных условий. Лишь значительно позднее, с развитием морали

и нравственности, мог появиться истинный альтруизм как сознательное действие — уникальный социальный феномен.

При изучении биологических предпосылок развития общества перспективным может оказаться метод функциональных аналогий. Некорректное применение данного метода в социобиологических исследованиях не должно являться причиной для отказа от его применения. Ошибки социобиологов связаны не с использованием метода функциональных аналогий, а, скорее, с их общетеоретическими установками: сведением высших уровней интеграции к низшим (идеи о фиксации основы социального поведения человека и животных в генотипе отдельных особей), поиском аналогий между социальным поведением человека и животных исключительно на основе сходства среды обитания.

Глава вторая

РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ ПРИМАТОВ И ИХ РОЛЬ В ПОСЛЕДУЮЩЕЙ ЭВОЛЮЦИИ ГОМИНИД

МЕХАНИЗМЫ УЗНАВАНИЯ РОДСТВЕННИКОВ У ПРИМАТОВ

В этнографической и антропологической литературе длительное время бытовало мнение, согласно которому только человек в отличие от остальных животных способен узнавать и отличать своих биологических родственников и организовывать социальные структуры в соответствии с представлениями о родстве. В последнее время подобная точка зрения подвергается серьезному критическому пересмотру в результате анализа целого массива этологических данных о поведении разных видов животных (общественных насекомых, хищных, приматов). Полевые наблюдения за социальным поведением макаков в комплексе с развитием концепции итоговой приспособленности послужили началом для возникновения мнения о существовании стабильных групп млекопитающих, основанных на тесных родственных связях самок (Moore, 1984).

Сигналы, важные для узнавания конкретных животных, могут быть генетически детерминированы и становятся функциональными лишь на определенной стадии развития. Особи способны распознавать различные категории признаков — сходные для всех членов группы и уникальные для каждой особи. Для узнавания родственников у позвоночных животных используются визуальные, локальные и химические метки. В процессе узнавания может участвовать один и более сигналов: первычные сигналы позволяют животному сориентироваться в направлении группы или отдельной особи своего вида, а вторичные связаны с распознаванием родственных особей при их сравнении с неродственными или близких родственников по сравнению с дальними.

Вопрос об узнавании родственников у животных тесно связан с представлениями о родственном отборе, который, по мнению ряда авторов, лежит в основе эволюции социального поведения. Он особенно тщательно анализируется в трудах социобиологов (Wilson, 1975). В этой связи способность к распознаванию родственников представляет собой неизбежно необходимое средство для выбора объекта в социальных взаимодействиях особей (Wilson, 1987). Подтверждением фактов узнавания родственников, прежде всего близких, служат многочисленные факты избирательности социальных взаимоотношений в сообществах у приматов и хищных. Основные категории таких предпочтительно общающихся друг с другом животных отмечены в работе

Э. Вильсона (Wilson, 1987): 1. Прежде всего это существующие в течение длительного времени, а «иногда и всей жизни» отношения родителей к детям. Особи обнаруживают особый сенсорный опыт, на основе которого они способны отличать собственных детенышей; 2. Альтруизм в отношении сиблингов. Яркий пример — сообщества муравьев и термитов; 3. Аллородительская забота. В этом случае животные заботятся о своих неполовозрелых племянниках в дополнение к заботе о собственных детенышах; 4. Усыновление — категория, тесно связанная с аллородительским поведением. Как правило, усыновленный детеныш является близким родственником усыновивших его родителей; 5. Оптимальный аутбридинг. Избегание инцеста на уровне коэффициента родства 0,5 (сиблинги, родители — дети) — весьма распространенная, но не универсальная черта поведения животных. Практика аутбридинга неизбежно требует узнавания близких родственников; 6. Не имеющие на первый взгляд определенной структуры агрегации в реальности тесно связаны с тенденцией к объединению с близкими родственниками; 7. Избирательность в направлении объектов груминга; 8. Сигналы тревоги. Особи, подающие сигнал тревоги, подвергаются наибольшей опасности, и с точки зрения социобиологии такое поведение будет поддерживаться отбором лишь при условии, что оно позволит сохранить в потомстве общие с альтруистом гены; 9. Избегание каннибализма. Организмы, практикующие каннибализм, повышают собственную генетическую приспособленность, если не будут поедать родственников; 10. Пространственный отбор. Отмечено, что сиблинги имеют тенденцию селиться в одном и том же месте. Вследствие этого повышается вероятность пространственной близости родственных особей.

По-видимому, в группах представителей рода макаков особи способны не только узнавать мать и сиблинга, но и выделять из общей массы теток, кузенов, бабушек. Подтверждением того, что внуки узнают своих бабушек, можно рассматривать случаи альтруизма со стороны молодых самцов — внуков в направлении старой самки в группе макаков резусов (Tieford, 1981).

Логично предположить, что механизмы распознавания родственных особей могли возникнуть лишь при условии постоянного контакта родственников друг с другом и с неродственными особями (Sherman, 1980). У большинства видов животных структуры социальных групп таковы, что в тесном контакте находятся лишь близкие родственники, а родственники дальше полусиблингов практически не контактируют друг с другом. Иное дело — приматы, ведущие стадный образ жизни. Зачастую особи имеют возможность контактировать с дальними родственниками — бабушками, кузенами, тетями.

Рассмотрим вкратце основные гипотезы, поясняющие общие механизмы узнавания родственников у животных (Fletcher, 1987). Обычно выделяют два основных класса возможных механизмов, участвующих в опознавании родственников. В первом случае определение родственных связей зависит от вероятностных указателей, таких, как расположение в пространстве или первичные ассоциации (Wells, 1987). Тенденция к поддержанию пространственной близости между родственниками объяснима с эволюционных позиций, только если допустить большую склонность к альтруизму в направлении родственных особей (Wilson, 1987). Второй вариант предполагает прямую идентификацию конкретных особей или категорий родственников.

Гипотеза пространственного распределения утверждает, что в случае высокой вероятности встречи с близкими родственниками в определенном конкретном месте особям необязательно уметь дифференцировать родственных и неродственных особей. Гораздо проще научиться различать указатели, связанные со специфическим местоположением (Fletcher, 1987; Holmes, Sherman, 1983). Следствием этой гипотезы является вывод о возможности избирательного реагирования в направлении других животных соответственно с их пространственным расположением, ибо в этом случае родственники предсказуемо распределены в пространстве. Механизм, связанный с пространственным распределением, достаточно реален в сообществах приматов, поскольку известно, что даже в условиях больших групп родственники, как правило, предпочитают проводить вместе бóльшую часть времени.

Предполагается также возможность существования механизмов, в основе которых лежит знакомство с родственными конкретными особями. Если особи взаимодействуют друг с другом в социальных контекстах, которые однозначно связаны с родством (взаимодействие родители — дети, сиблинги), то они могут научиться опознавать друг друга на основе знакомства (по ассоциации). Родственные особи могут предсказуемо взаимодействовать друг с другом в конкретных социальных контекстах, в результате чего индивиды начинают реагировать иначе в направлении всех остальных особей, вовлеченных в данное поведение. Этот механизм, возможно, играет исключительно важную роль в жизни приматов, так как процесс развития детенышей тесно сопряжен с разной долей контактов между ними и соответственно матерью, сиблингами, тетками и неродственными особями в разные периоды онтогенеза.

Механизм фенотипного сходства предполагает, что внешнее сходство особей прямо коррелирует с генетическим родством и узнавание родственников может происходить на основе сравнения генотипов. В рамках этой гипотезы особь определяет свое отношение к незнакомому представителю своего вида, сравнивая фенотипные метки последнего с признаками референтного индивида. В качестве референтной особи может выступать родственник или сам сравнивающий. Фенотип носителя меток в этом случае сопоставляется с выученным стереотипом набора метокподсказок (template), сугубо врожденных или зафиксированных

путем обучения, используемых для опознавания родственников на основе фенотипного сходства (Wilson, 1987. P. 11—12). В этом случае для узнавания не требуется предварительного опыта общения определяющей особи и носителя метки. В ряде экологических или социальных ситуаций фенотипное мечение может иметь явное преимущество, например, этот механизм может работать в условиях мультисамцовых промискуитетных групп у приматов для опознания сиблингов по отцу, отцом собственных детенышей и наоборот. Фенотипное мечение может оказаться особенно важным, если молодые особи растут в тесном контакте с неродственными особями.

По мнению некоторых авторов, узнавание родственников может происходить также на основе аллельного сходства и не требует участия механизмов научения. При этом считается, что существуют гипотетические аллели, кодирующие производство меток-подсказок и одновременно обеспечивающие способность узнавать и сопоставлять метки других членов группы, приводящие к различению родственных и неродственных особей (Wilson, 1987). В социобиологии такая система метафорически обозначается как «эффект зеленой бороды» (Wilson, 1987. P. 12). Реальное существование аллелей сходства, и это признают сами авторы модели, трудно доказуемо. Следует добавить, что, хотя узнавание родственников у животных без участия процессов научения и является весьма заманчивой перспективой, маловероятно все же видеть в ней основной ведущий эволюционный механизм узнавания.

Анализ перечисленных выше вероятных гипотез, поясняющих механизмы опознавания родственников применительно к приматологическим данным, позволяет, как нам кажется, предположить реальное существование механизмов, основанных на предшествующем знакомстве с конкретными особями или особями-посредниками. Этот же механизм играет ведущую роль также и в опознавании родственников в человеческом обществе (Wells, 1987). Фенотипное опознавание у приматов представляется нам достаточно проблематичным. Однако в том, что касается человека, подобный механизм вполне реален как дополнительный к основным. Более того, именно этот механизм люди чаще других используют для оценки сходства, а внешнее сходство, в свою очередь, является одним из основных детерминантов социальных отношений между людьми. С раннего детства человек обладает способностью различать визуальные, акустические, а также ольфакторные сигналы, связанные с внешним обликом окружающих людей и сопоставлять с ними собственные признаки. Человек использует эту особенность на практике. Он активно ищет людей, похожих на него самого, и предпочитает общаться именно с ними. Во многих случаях эти похожие люди — его биологические родственники, иногда сходство является результатом действия социальных факторов, когда неродственные особи рассматриваются как родственники. Последнее обстоятельство, казалось бы,

вступает в противоречие с представлениями о способности человека к родственному узнаванию. Однако, по меткому замечанию П. Велса, не является ли это свойство, напротив, подтверждением того, что родственники имеют большое значение в жизни человека и люди склонны их изобретать, когда они в действительности не существуют.

Важную роль в опознавании родственников могут играть врожденные материнские метки. Например, общий запах, который особи получают, находясь еще в материнской утробе, или общий запах, который приобретают детеныши в результате материнского облизывания, при соприкосновении с подстилкой гнезда (Gubernik, 1980). Не случайно у млекопитающих, в первую очередь, используются именно ольфакторные метки-подсказки, так как именно этот канал связи получил у них наибольшее развитие.

У приматов ольфакторные подсказки также, по-видимому, имеют место. Подтверждением является высокая частота обнюхиваний тела новорожденных детенышей, особенно их аногенитальной области, широко распространенных у обезьян. Не утратили полностью своего значения ольфакторные сигналы и у человека. Матери оказываются способными отличить по запаху собственных детей от чужих уже через 6 часов после родов в результате единственного контакта с ребенком длительностью 30 минут. В случае, когда мать кормит ребенка грудью, он также способен распознать свою мать по запаху и никогда не путает ее с другими кормящими женщинами (Cernoch, Porter, 1986, цит. по: Wells, 1987). В целом, однако, ведущим каналом при опознавании у человека является визуальный. Очень рано, уже в возрасте 2 недель, ребенок способен отличать лицо матери от лиц незнакомых людей и предпочитает смотреть на мать. Матери в состоянии опознать собственных младенцев вскоре после родов даже на основе ограниченных визуальных данных — по фотографиям (Wells, 1987). Существенное значение в опознавании в пределах пары мать — ребенок имеют вокальные подсказки. Не только мать узнает младенца по плачу, но и ребенок уже в возрасте 3 недель различает голос матери среди других голосов и избирательно реагирует на него (Mills, Melhuish, 1974; Murray et al., 1975).

Запаховые метки позволяют не только различать родственных и неродственных особей, но они, по-видимому, в определенной степени индивидуально уникальны и генетически детерминированы (Porter, Moore, 1981). Неудивительно поэтому, что матери различают по запаху собственных младенцев, а максимально сходны по запаху близнецы. Существование набора опознавательных меток для каждого индивидуума в популяциях человека, позволяющее различать знакомых и незнакомых особей, близких и дальних родственников от неродственных членов группы на основе развитых механизмов идентификации ольфакторных, визуальных и акустических меток, является важным следствием

путем обучения, используемых для опознавания родственников на основе фенотипного сходства (Wilson, 1987. P. 11—12). В этом случае для узнавания не требуется предварительного опыта общения определяющей особи и носителя метки. В ряде экологических или социальных ситуаций фенотипное мечение может иметь явное преимущество, например, этот механизм может работать в условиях мультисамцовых промискуитетных групп у приматов для опознания сиблингов по отцу, отцом собственных детенышей и наоборот. Фенотипное мечение может оказаться особенно важным, если молодые особи растут в тесном контакте с неродственными особями.

По мнению некоторых авторов, узнавание родственников может происходить также на основе аллельного сходства и не требует участия механизмов научения. При этом считается, что существуют гипотетические аллели, кодирующие производство меток-подсказок и одновременно обеспечивающие способность узнавать и сопоставлять метки других членов группы, приводящие к различению родственных и неродственных особей (Wilson, 1987). В социобиологии такая система метафорически обозначается как «эффект зеленой бороды» (Wilson, 1987. P. 12). Реальное существование аллелей сходства, и это признают сами авторы модели, трудно доказуемо. Следует добавить, что, хотя узнавание родственников у животных без участия процессов научения и является весьма заманчивой перспективой, маловероятно все же видеть в ней основной ведущий эволюционный механизм узнавания.

Анализ перечисленных выше вероятных гипотез, поясняющих механизмы опознавания родственников применительно к приматологическим данным, позволяет, как нам кажется, предположить реальное существование механизмов, основанных на предшествующем знакомстве с конкретными особями или особями-посредниками. Этот же механизм играет ведущую роль также и в опознавании родственников в человеческом обществе (Wells, 1987). Фенотипное опознавание у приматов представляется нам достаточно проблематичным. Однако в том, что касается человека, подобный механизм вполне реален как дополнительный к основным. Более того, именно этот механизм люди чаще других используют для оценки сходства, а внешнее сходство, в свою очередь, является одним из основных детерминантов социальных отношений между людьми. С раннего детства человек обладает способностью различать визуальные, акустические, а также ольфакторные сигналы, связанные с внешним обликом окружающих людей и сопоставлять с ними собственные признаки. Человек использует эту особенность на практике. Он активно ищет людей, похожих на него самого, и предпочитает общаться именно с ними. Во многих случаях эти похожие люди — его биологические родственники, иногда сходство является результатом действия социальных факторов, когда неродственные особи рассматриваются как родственники. Последнее обстоятельство, казалось бы,

вступает в противоречие с представлениями о способности человека к родственному узнаванию. Однако, по меткому замечанию П. Велса, не является ли это свойство, напротив, подтверждением того, что родственники имеют большое значение в жизни человека и люди склонны их изобретать, когда они в действительности не существуют.

Важную роль в опознавании родственников могут играть врожденные материнские метки. Например, общий запах, который особи получают, находясь еще в материнской утробе, или общий запах, который приобретают детеныши в результате материнского облизывания, при соприкосновении с подстилкой гнезда (Gubernik, 1980). Не случайно у млекопитающих, в первую очередь, используются именно ольфакторные метки-подсказки, так как именно этот канал связи получил у них наибольшее развитие.

У приматов ольфакторные подсказки также, по-видимому, имеют место. Подтверждением является высокая частота обнюхиваний тела новорожденных детенышей, особенно их аногенитальной области, широко распространенных у обезьян. Не утратили полностью своего значения ольфакторные сигналы и у человека. Матери оказываются способными отличить по запаху собственных детей от чужих уже через 6 часов после родов в результате единственного контакта с ребенком длительностью 30 минут. В случае, когда мать кормит ребенка грудью, он также способен распознать свою мать по запаху и никогда не путает ее с другими кормящими женщинами (Cernoch, Porter, 1986, цит. по: Wells, 1987). В целом, однако, ведущим каналом при опознавании у человека является визуальный. Очень рано, уже в возрасте 2 недель, ребенок способен отличать лицо матери от лиц незнакомых людей и предпочитает смотреть на мать. Матери в состоянии опознать собственных младенцев вскоре после родов даже на основе ограниченных визуальных данных — по фотографиям (Wells, 1987). Существенное значение в опознавании в пределах пары мать — ребенок имеют вокальные подсказки. Не только мать узнает младенца по плачу, но и ребенок уже в возрасте 3 недель различает голос матери среди других голосов и избирательно реагирует на него (Mills, Melhuish, 1974; Murray et al., 1975).

Запаховые метки позволяют не только различать родственных и неродственных особей, но они, по-видимому, в определенной степени индивидуально уникальны и генетически детерминированы (Porter, Moore, 1981). Неудивительно поэтому, что матери различают по запаху собственных младенцев, а максимально сходны по запаху близнецы. Существование набора опознавательных меток для каждого индивидуума в популяциях человека, позволяющее различать знакомых и незнакомых особей, близких и дальних родственников от неродственных членов группы на основе развитых механизмов идентификации ольфакторных, визуальных и акустических меток, является важным следствием

естественного отбора в условиях жизни большими группами (Beecher, 1982). Оно служит косвенным подтверждением роли каждой особи в функционировании группы, уникальности и важности межиндивидуальных контактов.

РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ КАК ФАКТОР ВНУТРИГРУППОВОЙ ИНТЕГРАЦИИ У ПРИМАТОВ

Приматы, по-видимому, превосходят других млекопитающих по размаху родственных связей и, возможно, по уровню развития опознавательных способностей (Walters, Seyfarth, 1987). Практически все социальное поведение приматов тесно сопряжено с избирательностью контактов между членами группы. Важным фактором, позволяющим выбрать определенный стиль поведения в направлении других особей, являются родственные связи.

В качестве наиболее распространенного типа родственных связей у приматов следует отметить материнские связи. Генеалогические группы или матрилинии, как они часто именуются в приматологической литературе, отражают связь потомства, в том числе взрослого и особенно самок, с матерью и между собой. Матрилинейность отчетливо проявляется в социальном поведении у полуобезьян. У сенегальского галаго, например, родственные самки часто совместно воспитывают и заботятся о детенышах, выращивая их в одном гнезде. Отчетливые предпочтения в отношении близких родственников в плане пространственной близости и груминга выявлены у кошачьих лемуров (Taylor, Susman, 1985). Те же авторы отмечают и отсутствие спариваний между членами одной матрилинии. Наиболее четко избирательность в отношении особей, родственных по линии матери, прослеживается у видов с матрифокальной (female-bonded group) системой организации социальных групп. В этом случае самки, выросшие в группе, проводят в ней всю свою жизнь, а самцы мигрируют в другие группы по достижении половой зрелости. Ярким примером такого типа сообществ являются социальные группы у разных видов макаков. Так, у японских макаков потомство, особенно женское, сохраняет тесные связи с матерью и во взрослом состоянии (Kawamura, 1958; Chapais, 1991).

У макаков резусов о-ва Кайо-Сантьяго бóльшая часть внутристадных контактов также осуществляется между особями, родственными по материнской линии. Они держатся рядом, сидят прижавшись, вычесывают, ласкают друг друга, играют между собой. Даже спят обезьяны преимущественно рядом с родственниками по материнской линии. Этот факт был установлен в 1967—1972 гг. с помощью приборов ночного зрения наблюдениями С. Вессея за группами живущих на свободе в Пуэрто-Рико макаков резусов (Vessey, 1973). В ходе наблюдений были идентифицированы 399 животных в 485 спальных группах, в каждую из которых входило от одной до четырех обезьян. 58% спали по двое. Оказалось, что 63% общего числа спальных групп состояли из животных, родственных по матери. При этом матери с детенышами составляли лишь около половины таких групп. Другие родственные группы были образованы молодняком, спавшим рядом или с матерями, или со своими старшими братьями и сестрами. 17% обезьян спали в одиночку, и лишь одна из пяти групп включала неродственных членов. Интересно также, что в сезоны размножения возрастало число групп, включавших в свой состав не менее одного неродственного животного (Vessey, 1973). Последнее обстоятельство, на наш взгляд, очевидно, уменьшает возможность скрещивания между родственными животными.

В случае голода процент контактов между родственными особями по отношению к общему числу контактов возрастает. Так, в обычных условиях контакты между родственными животными составляют около 50% всех контактов, а при голоде — до 70% (Loy, 1970). По всей вероятности, особи в группах у макаков способны не только узнавать мать и сиблингов, но и выделять из общей массы теток, кузенов и бабушек. Это предположение подкрепляется данными о проявлениях альтруизма со стороны молодых самцов-внуков в направлении старой самки-бабушки в группе свободно живущих макаков резусов (Tieford, 1981).

Хотя значительное количество информации свидетельствует о том, что четко выраженные альянсы и помощь в направлении родственных особей характерны в основном для пар мать — дочь и сиблингов у матрифокальных видов (Бутовская, Ладыгина, 1989; Gouzoulis, 1984), по-видимому, возможно говорить также об определенной избирательности в направлении дальних родственников (Kaplan, 1978). По данным Д. Ченея и Р. Сейфарса (Cheney, Seyfarth, 1986), зеленые мартышки с большей вероятностью направляют агрессию на особь, если до этого они ссорились с ее близкими родственниками. Повышена также вероятность агрессивных нападений со стороны одного животного на других конкретных особей, если до этого близкие родственники нападающего и жертвы были вовлечены во взаимную драку. Данные по зеленым мартышкам не только являют пример узнавания животными собственных родственников, но и демонстрируют способность к дифференциации неродственных особей на подгруппы по родственному принципу. При анализе взаимоотношений между родственными особями следует учитывать определенную роль их возрастно-половых характеристик. Известно, к примеру, что самец-лидер у макаков резусов доминировал по отношению к своей матери, но что эта самка вместе с тем занимала доминирующее положение по отношению к двум другим высокоранговым самцам группы (Chapais, 1983).

Матрилинейные связи играют определенную роль и у видов с иным типом социальной организации — патрифокальными

группами, при котором не самцы, а самки покидают родную группу, достигшую репродуктивного возраста (шимпанзе, павианы). Характерно, что даже при условии перехода самок из натальной группы последние все равно наравне с самцами составляют ядро группы и играют существенную роль в ее функционировании. Об этом свидетельствуют результаты многолетних наблюдений за свободно живущей популяцией шимпанзе (Nishida et al., 1985): анализируя длительный процесс распада группы у шимпанзе, Нишида с соавторами пришел к выводу, что группа перестает существовать лишь тогда, когда все самки покидают ее и присоединяются к другим объединениям. Группы у шимпанзе не следует представлять как сообщества, организованные вокруг самцов, координируемые действиями последних. Это, несомненно, бисексуальные объединения. Взаимодействие особей с родственными и неродственными животными в значительной мере зависит от демографических показателей конкретной группы. В небольшой по размерам искусственно созданной группе при недостаточном количестве родственных особей детеныши взаимодействуют, помимо матери, с ее ближайшими «подругами», что компенсирует нехватку родственных связей (подобные примеры отмечены нами при изучении групп макаков резусов и яванских). При появлении большего числа родственников по материнской линии (тетей, дядей, сиблингов) круг общения детенышей расширяется, но одновременно с этим происходит концентрация внимания детенышей на родственных особях. По мере дальнейшего роста группы доля близких родственников в общей численности особей уменьшается и появляется большая теоретическая вероятность общения детенышей с неродственными особями, этому, однако во многом препятствуют конкретные взаимоотношения матери и детеныша с этими неродственными животными (Hinde, 1987b). Из вышеизложенного становится очевидным, что индивидуальные особенности взаимоотношения особей с другими членами группы непосредственно зависят от демографического состояния конкретной группы в разные этапы жизни особей.

РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ И СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ В ГРУППАХ У НИЗШИХ УЗКОНОСЫХ ОБЕЗЬЯН НА ПРИМЕРЕ ТРЕХ ВИДОВ МАКАКОВ

Собранные нами данные о поведении особей в группах у трех видов макаков (бурых, резусов, яванских), живущих в вольерах природного типа, на протяжении полевых сезонов 1986—1988 гг. позволяют судить о частоте и направленности агрессивных контактов между членами группы, о выборе партнеров при совместном нападении и защите, избирательности дружелюбных контактов и т. д. в зависимости от родственных связей и половозрастной принадлежности животных (рис. 2.3).

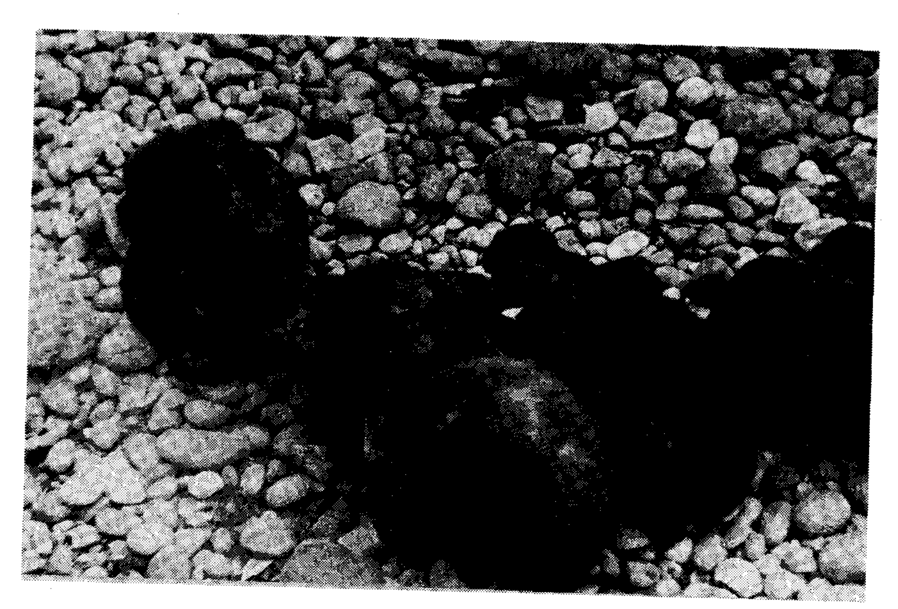


Рис. 2. Группа бурых макаков на отдыхе. Характерной чертой пространственной организации этого вида является полное отсутствие дистанций между особями, максимальное соприкасание телом с ближайшими соседями



Рис. 3. Группа макаков резусов. Молодой самец чистит самку, лежащая рядом самка угрожает другим членам группы

АГРЕССИВНЫЕ КОНТАКТЫ ОСОБЕЙ В МАТРИЛИНИЯХ

Рассмотрим вопрос о соотношениях частоты агонистических взаимодействий внутри матрилиний и между ними. Если n_o — число исследованных особей данной матрилинии, a_n — общая численность изученной части группы, то $(n-n_o)$ — количество животных, не входящих в рассматриваемую матрилинию. Между членами одной матрилинии возможно $n_o(n_o-1)$ сочетаний контактов. С прочими особями у членов этой матрилинии существует возможность произвести $n_o(n-n_o)$ различных взаимодействий. Тогда отношение:

$$r=\frac{p}{n_o(n-n_o)}:\frac{q}{n_o(n-n_o)}=\frac{p}{q}\,\frac{(n-n_o)}{(n_o-1)},$$

где p — частота контактов между особями одной матрилинии; q — частота контактов особей из одной матрилинии с прочими членами группы, представляет собой коэффициент, характеризующий долю внутренних агонистических взаимодействий во всех прочих случаях (Butovskaya, Ladygina, 1989; табл. 1). В группе I внешняя агрессия по среднему значению коэффициента преобладала над внутренней. Более чем у половины матрилиний внутренние агонистические взаимодействия отсутствовали.

Агрессивные действия проявил брат C-1 по отношению к сестре, и эта последняя по отношению к своему подростку (см. табл. 1). В матрилинии A, помимо агонистических контактов между подростками и агрессивных действий матери по отношению к старшей дочери, зафиксирована одностороння агрессия бездетной самки A-1, адресованная младшей сестре и ее дочери. У матрилиний E и J не отмечено существенных различий между частотой внешних и внутренних агонистических контактов. Причем внутренняя агрессия выражалась только в действиях матерей по отношению к своим потомкам. Для группы II был свойствен несколько более высокий уровень агрессии между членами одной матрилинии. Внутренняя агрессия отсутствовала менее чем у половины матрилиний. В матрилинии O агрессию направляла самка O-1 дочери, а молодая самка O-2 — матери и тетке. Самка R-1 часто нападала на дочь, внутренние агонистические контакты преобладали у этой матрилинии над внешними (см. табл. 1).

Аналогичная картина была отмечена в группе яванских макаков (табл. 2). Так же как и в случае с бурыми макаками, у яванских макаков выделялись матрилинии, в которых агрессивные взаимодействия часто проявлялись в направлении родственных особей, особенно матерей по направлению собственных отпрысков (матрилинии F, R, L). В среднем же, как и у бурых макаков, в группе макаков яванских агрессия по направлению к родственникам полностью отсутствовала в трети всех матрилиний, а средний коэффициент, указывающий на общие тенденции в направленности агрессивных контактов, также был меньше 1, что свидетельствует об общей тенденции в группе макаков яванских направлять агрессивное поведение на неродственных особей.

Таблица 1. Частота агонистических контактов между членами одной матрилинии (p) и неродственными животными (q) в двух группах бурых макаков (B-211 и B-212, пос. Тамыш, 1986)

Матрилиния	p	q	n_o	$n-n_o$	r
		Группа I			
A	7	99	4	27	0,64
B	—	47	4	27	—
C	3	70	3	28	0,60
D	—	45	3	28	—
E	6	59	4	27	0,92
F	—	21	2	29	—
G	—	41	3	28	—
H	—	59	2	29	—
J	1	28	2	29	1,04
Сумма					3,20
$N=9$					$\bar{r}=0,36$
		Группа II			
M	—	24	2	21	—
N	3	75	3	20	0,40
O	6	96	3	20	0,63
R	1	15	2	21	1,40
S	—	36	2	21	—
Сумма					2,43
$N=5$					$\bar{r}=0,49$

Примечания к таблицам 1—8 и 12—14: N — число матрилиний; n — число исследованных особей в данной группе; n_o — число исследованных особей в данной матрилинии, $n-n_o$ — количество животных, не входящих в рассматриваемую матрилинию; p — частота контактов между особями одной матрилинии; q — частота контактов особей данной матрилинии с прочими членами группы; r — коэффициент, оценивающий долю родственных взаимодействий конкретного типа; $\bar{r}$ — средний коэффициент, оценивающий долю родственных взаимодействий для данной группы.

Таблица 2. Распределение частоты агрессивных действий особей в группе макаков яванских в пределах матрилинии и в направлении неродственных особей (B-422; пос. Тамыш, 1988)

Матрилиния	p	q	n_o	$n-n_o$	r
M*	2	36	3	24	0,73
N	0	13	2	25	0
K	8	94	4	23	0,65
L*	6	100	4	23	0,46
R*	1	10	2	25	2,50
Q	1	21	3	24	0,57
V	0	34	2	25	0

Таблица 2 (окончание)

Матрилиния	p	q	n_o	$n-n_o$	r
W	0	22	2	25	0
F*	9	85	2	25	2,65
Сумма					7,56 $\bar{r}=0,84$

* Матери направляли контактную агрессию на детенышей.

Анализ частоты и направленности агрессивных действий в пределах собственной матрилинии и в направлении неродственных особей в группе макаков резусов показал, что представители большей части матрилиний (6 из 10) предпочитают избегать агрессии в направлении родственных особей (табл. 3). В то же время для других четырех матрилиний исследованной группы выявлена тенденция к предпочтительному нападению на близких родственников, в частности матери на детенышей — подростков и молодых самок. В группе макаков резусов направленность агрессивного поведения коррелировала с фактором родства сильнее, чем в группах у макаков бурых и яванских. Об этом свидетельствует сопоставление средних по группам коэффициентов (см. табл. 1—3).

Парадоксальные, на первый взгляд, выводы, полученные при изучении распределения направленности агрессивного поведения в группах у макаков, согласуются с данными по этому вопросу других авторов (Walters, Seyfarth, 1987). Однако если учитывать то обстоятельство, что родственные особи, как правило, больше времени проводят в непосредственной близости друг от друга, то полученные результаты становятся более понятными. Прежде всего это касается агрессивных взаимодействий между матерями и неполовозрелыми отпрысками. Высокая частота агрессии отмечена другими авторами, например, в группе макаков резусов во взаимоотношениях между родственными взрослыми особями и неполовозрелыми животными (Bernstein, Ehardt, 1986). Особенно отчетливо проявлялась высокая частота контактной агрессии во взаимоотношениях некоторых матерей с детенышами (см. табл. 2). Мы не раз наблюдали, как матери вмешивались в ссоры подростков, наказывая при этом собственного детеныша, а не его соперника.

Нам представляется весьма вероятным предположение И. Бернстейна и К. Эхардт, считающих, что агрессивное поведение в пределах матрилиний, примененное в подобном контексте, являет собой один из важных механизмов социализации. Не случайно частота агрессии, как правило, снижается по мере взросления детенышей, характер ее применения зависит от пола детенышей. Процесс снижения частоты агрессии в направлении самцов-подростков происходит быстрее, чем в направлении самок. Взрослые самцы, родившиеся в группе, получают существенно меньше агрессии со стороны родственных особей (Bernstein,

Таблица 3. Распределение частоты агрессивных взаимодействий между особями в группе макаков резусов в пределах матрилинии и с неродственными особями (В-132; пос. Тамыш, 1989)

Матрилинии	p	q	n_o	$n-n_o$	r
E	2	28	2	40	2,86
T	3	9	2	40	13,33
M	0	28	2	40	0
P	0	22	3	39	0
H	2	34	2	40	2,35
V	0	16	2	40	0
K	0	12	2	40	0
N	0	13	2	40	0
W	1	17	2	40	2,35
J	0	24	3	39	0
Сумма					=20,89 $\bar{r}=2,09$

Ehardt, 1986). Правда, определенную роль в образовании подобных различий могли сыграть половозрастные различия в пространственном расположении особей в группе. Известно, что подростки-самцы у макаков больше времени проводят в обществе сверстников и по мере взросления реже контактируют с матерью, чем подростки-самки. Направляя агрессию на собственных детенышей-подростков, самки, возможно, создают у последних стереотип подчиненности по отношению к ним самим, в результате чего и реализуется определенная общая закономерность наследования рангов в пределах матрилиний.

Повышенная частота агрессивных столкновений между родственниками, отмеченная в ряде матрилиний в группах у трех видов макаков, не приводила к понижению общей стабильности группы. Исключением являются случаи деления группы. Напротив, агрессивное поведение, как правило, тотчас же заканчивалось примирением конфликтующих сторон, а особь-агрессор часто выступала в роли инициатора примирения. Повышенное стремление к интенсивным дружелюбным контактам после агрессивных столкновений у недавних противников (особенно тактильных контактов), по-видимому, следует рассматривать как универсальную черту социального поведения у обезьян (Waal, Ren, 1988).

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДРУЖЕЛЮБНЫХ КОНТАКТОВ В ПРЕДЕЛАХ МАТРИЛИНИЙ И ПО НАПРАВЛЕНИЮ К НЕРОДСТВЕННЫМ ОСОБЯМ

(на примере трех видов макаков)

Дружелюбные взаимодействия особей в группе у макаков включают широкий спектр элементов поведения: визуальных и вокальных (дистантных) — подставления, жест рукой, похрюки-

вание; тактильных — груминг, касания, обнимание, покрывание двумя руками крупа и т. д. (Бутовская, 1985а). В качестве объекта для анализа нами были выбраны наиболее часто встречаемые элементы дружелюбного поведения — сидения рядом (касаясь друг друга телом) и груминг — и рассмотрено их распределение по частоте встречаемости в направлении родственных и неродственных особей и трех видов макаков (виды и состав групп отмечены нами выше). В результате исследований бурых макаков, резусов и яванских макаков были вычислены коэффициенты, характеризующие отношение частот внутренних (между членами одной матрилинии) и внешних (между неродственными животными) дружелюбных контактов для каждой группы (табл. 4—8). В группе I бурых макаков по среднему значению коэффициента не отмечено различий между частотами внешних и внутренних взаимодействий (табл. 4). Однако у матрилиний С и Н отмечено преобладание частоты нахождения рядом и груминга среди родственников. В группе II того же вида отмечено более отчетливое предпочтение обыскиваний между родственниками. Только члены матрилинии О предпочитали использовать внешние контакты. По показателям коэффициенты ранговой корреляции Спирмэна между основными рангами матрилиний и показателями их внешних и внутренних дружелюбных контактов, установлено следующее соответствие. В группе I у животных из высокоранговых матрилиний наблюдалась тенденция к предпочтительному нахождению рядом ($p_s=-0{,}63$, $N=9$) и грумингу ($p_s=-0{,}32$, $N=9$) между родственниками. В группе II, наоборот, особи из высокоранговых матрилиний чаще находились рядом ($p_s=0{,}22$, $N=5$) и участвовали в груминге ($p_s=0{,}38$, $N=5$) с неродственными животными. В обеих группах бурых макаков полностью отсутствовала взаимосвязь между коэффициентами, характеризующими отношение частоты внутренней поддержки и дружелюбных контактов к внешним (для нахождения рядом $p^s_{I}=0{,}16$; $p^s_{II}=0{,}08$; для груминга $p^s_{I}=0{,}15$; $p^s_{II}=-0{,}18$). Следовательно, члены матрилиний, активно помогавшие друг другу в агонистических столкновениях, могли иметь как частые, так и редкие дружелюбные контакты.

В группе макаков резусов члены 5 из 10 матрилиний предпочитали сидеть тесно рядом с родственниками и 6 из 11 матрилиний — груминговать предпочтительно родственных особей (табл. 5, 6). В целом для группы макаков резусов тенденция к пространственной близости с родственниками не зависела от ранга матрилиний ($p_s\approx 0$). Груминг был четче выражен у низкоранговых матрилиний ($p_s=0{,}44$) (см. табл. 6). Для группы яванских макаков, исследованной нами в тех же условиях, сходной по половозрастному составу, получены несколько иные результаты (табл. 7, 8). Лишь в 3 из 8 матрилиний особи предпочитали держаться тесно рядом друг с другом, и только в 2 из 8 матрилиний — груминовали преимущественно родственных особей. Также как и в группе у макаков резусов, избирательность

Таблица 4. Частота дружелюбных контактов между членами одной матрилинии (p) и неродственными особями (q) в группах у бурых макаков B-211, B-212 (пос. Тамыш, 1986; Бутовская, Ладыгина, 1991)

Матрилиния	Нахождение рядом		Груминг		r	
	p	q	p	q	нахождение рядом	груминг
			Группа I			
A	19	270	19	163	0,63	1,05
B	20	250	9	98	0,72	0,83
C	19	254	21	135	1,05	2,18
D	10	136	3	73	1,03	0,58
E	17	176	4	28	0,87	1,24
F	4	144	2	97	0,81	0,60
G	3	108	5	78	0,39	0,90
H	12	156	7	106	2,23	1,92
J	5	132	—	79	1,10	—
Сумма					8,83	9,30
$N=9$					$\bar{r}=0{,}98$	$\bar{r}=1{,}03$
			Группа II			
M	7	207	9	49	0,71	3,86
N	35	460	45	202	0,76	2,23
O	26	518	3	139	0,50	0,22
R	12	249	15	81	1,01	3,89
S	22	329	53	44	1,40	25,30
Сумма					4,38	35,50
$N=5$					$\bar{r}=0{,}88$	$\bar{r}=7{,}10$

в пространственном расположении относительно родственных и неродственных особей у макаков яванских не зависела от ранга матрилинии ($p_s\approx 0$), но в отличие от макаков резусов для членов высокоранговых матрилиний у яванских макаков была характерна тенденция к грумингу родственников ($p_s=-0{,}53$). Только группа яванских макаков предпочитала груминг неродственных особей.

При сравнении результатов, полученных для трех видов макаков по средним значениям отношения частот внутренних (в пределах матрилинии) и внешних дружелюбных контактов, установлено предпочтение родственных взаимодействий при обыскивании у бурых макаков и макаков резусов. Напротив, для группы яванских макаков было характерно предпочтительное обыскивание неродственных особей. Не исключено, что полученные различия отражают видоспецифические особенности социального поведения, связанные с различиями способов поддержания единой структуры группы. Избирательность в нахождении рядом с членами своей матрилинии отсутствовала в исследованных нами группах бурых и яванских макаков. Наоборот, отчетливая

Таблица 5. Преимущественное нахождение рядом с членами собственной матрилинии и с неродственными особями в группе у макаков резусов (B=732; пос. Тамыш, 1987)

Матрилиния	Основные ранги матрилиний	p	q	n_0	$n-n_0$	r
H	7	26	199	2	51	6,66
P	2	30	120	3	50	6,25
V	4	2	158	2	51	0,65
E	8	2	102	2	51	1,00
W	10	11	72	4	49	2,50
M	3	5	121	3	50	1,03
O	6	1	154	2	51	0,33
J	9	0	132	2	51	0
F	1	0	93	2	51	0
T	8	2	87	3	50	0,57
Сумма						18,99
						$\bar{r}=1{,}90$

Таблица 6. Направленность груминга в пределах матрилиний и в направлении неродственных особей в группе макаков резусов (B=732; пос. Тамыш, 1987)

Матрилиния	Основной ранг матрилинии	p	q	n_0	$n-n_0$	r
O	6	22	8	3	40	55
E	8	13	8	3	40	32,5
T	8	0	28	3	40	0
M	3	0	1	2	41	0
P	2	22	13	4	39	22
H	7	14	25	3	40	11,2
V	4	10	20	3	40	10
K	5	0	24	2	41	0
W	10	3	20	2	41	1,95
F	1	0	37	2	41	0
Сумма						132,65
						$\bar{r}=12{,}06$

тенденция к пространственной близости с родственниками отмечена нами для макаков резусов, а также другими исследователями для кошачьих лемуров (Taylor, 1985), целебесских, японских макаков и резусов (Hanby, 1980).

Полученные результаты позволяют предположить, что механизм опознавания родственников в сообществах приматов на основе их избирательного пространственного распределения действен не для всех видов и вряд ли является ведущим у приматов. Реальнее предположить в этих условиях, что опознавание родственников осуществляется на основе знакомства (по

Таблица 7. Преимущественное нахождение рядом с членами собственной матрилинии и с неродственными особями в группе у макаков яванских (B=422; пос. Тамыш, 1988)

Матрилиния	Основные ранги матрилиний	p	q	n_0	$n-n_0$	r
M	6	18	509	3	24	0,42
N	8	4	156	2	25	0,64
K	3	19	461	4	23	0,32
L	1	57	326	3	24	2,10
R	9	12	135	2	25	2,22
Q	7	5	318	2	25	0,39
V	11	7	187	2	25	0,94
W	9	23	268	2	25	2,15
Сумма						9,18
						$\bar{r}=1{,}15$

Таблица 8. Направленность груминга в пределах матрилиний и в направлении неродственных особей в группе макаков яванских (B=422; пос. Тамыш, 1988)

Матрилиния	Основной ранг матрилиний	p	q	n_0	$n-n_0$	r
M	6	3	112	3	24	0,32
N	8	0	18	2	25	0
K	3	2	77	4	23	0,20
L	1	29	179	3	24	1,94
R	9	0	45	2	25	0
Q	7	1	115	2	25	0,22
V	11	0	53	2	25	0
W	9	3	73	2	25	1,03
Сумма						3,81
						$\bar{r}=0{,}48$

ассоциации). Этот механизм требует от животных хорошо развитых способностей к запоминанию фенотипных признаков окружающих особей, дифференцированному направлению на особей с конкретным набором внешних признаков. Причины тесных постоянных контактов между родственниками у приматов кроются прежде всего в характере взаимодействия новорожденных детенышей в первые шесть месяцев жизни, именно близкие родственники — сестры, братья чаще всего контактируют с детенышем в этот период, названный родственной фазой в процессе социализации особи (Welker, Schafer-Witt, 1987). Во всех исследованных группах чаще всего в дружелюбных контактах участвовали родственные друг другу самки и подростки. Интенсивность дружелюбной активности в целом в пределах матрилинии не зависела от размеров последней.

ПОДДЕРЖКА И КООПЕРАЦИЯ ОСОБЕЙ В АГРЕССИВНЫХ СТОЛКНОВЕНИЯХ У ПРИМАТОВ И ЕЕ СВЯЗЬ С ФАКТОРАМИ РОДСТВА

Исследования взаимоотношений между особями в группах у разных видов приматов показали, что особи по-разному реагируют на агрессивные столкновения между членами своей группы. Зачастую эти столкновения вызывают вмешательство со стороны других животных. Помощь оказывают в одних случаях нападающему, в других — жертве. Количество особей помощников также может варьировать. Действия при вмешательстве возможны самые разнообразные, но в целом они носят либо агрессивный, либо умиротворяющий характер (Бутовская, Ладыгина, 1989). Рассмотрим классификацию типов поддержки, предложенную рядом авторов (Бутовская, Ладыгина, 1989; Massey, 1977). Помощь нападающему заключалась в агрессивных действиях, которые вмешавшаяся особь адресовала жертве. Первоначальный исход столкновения при этом не изменялся и лишь закреплялся внешней поддержкой, а нападающая особь получала, по нашему мнению, дополнительное зависимое преимущество над своей жертвой. Поддержка жертвы заключалась как в агрессивных действиях со стороны вмешавшейся особи, так и в умиротворении нападающего. В результате такой поддержки возникали различные ситуации, при которых: 1 — первоначальный конфликт прекращался; 2 — жертва присоединялась к вмешавшейся особи и атаковала нападающего. В обоих случаях жертва получала преимущество над нападающим животным. Вмешательство происходило также в те агрессивные столкновения, при которых трудно было определить инициатора нападения и его жертву, поскольку оба животных нападали друг на друга. В таком случае в результате агрессивных или умиротворяющих действий, направленных вмешавшейся особью по отношению к животным, участвующим в конфликте, возникал новый исход столкновения. Нарушалось равновесие отношений доминирования между участниками столкновения, и в зависимом подчинении оказывались особи, подвергнувшиеся внешней агрессии, а также те, на которых были направлены умиротворяющие действия со стороны вмешавшихся животных. Зависимые отношения доминирования-подчинения являлись также следствием групповой атаки, во время которой несколько особей нападали на одну жертву. В таких ситуациях мы считали, что они оказывали друг другу поддержку при кооперации и получали зависимое преимущество над жертвой.

Закономерности поддержки в столкновениях были исследованы на примере двух групп бурых макаков, группы I макаков резусов и группы яванских макаков. Частота различных типов поддержки для этих групп показана в табл. 9—11 и на рис. 4.

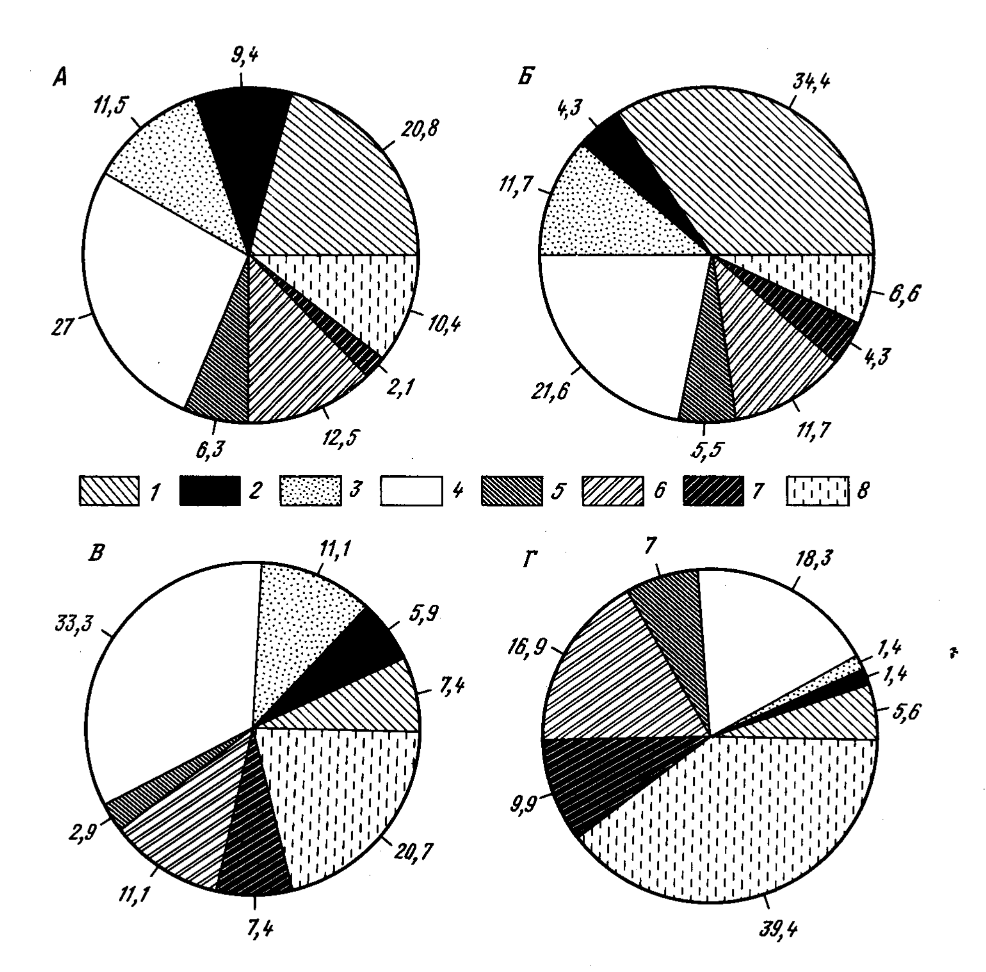


Рис. 4. Распределение общего числа случаев поддержки и кооперации в группах *А* — бурых макаков (В-211, пос. Тамыш, 1986 г.); *Б* — бурых макаков (В-212, пос. Тамыш, 1986 г.); *В* — макаков резусов (В-131, пос. Тамыш, 1988 г.); *Г* — макаков яванских (В-422, пос. Тамыш, 1989 г.).

1 — кооперация; *2* — поддержка на стороне неопределенного участника; *3* — агрессивная поддержка жертвы со стороны родственников; *4* — агрессивная поддержка жертвы со стороны неродственников; *5* — умиротворяющие действия в поддержку жертвы со стороны родственных особей; *6* — умиротворяющие действия в поддержку жертвы со стороны неродственных особей; *7* — агрессивное вмешательство в поддержку нападающего со стороны родственных особей; *8* — агрессивное вмешательство со стороны родственных особей

Поддержка встречалась в обеих группах бурых макаков практически с одинаковой частотой (Бутовская, Ладыгина, 1989; табл. 9). Вмешательство преобладало над кооперацией, члены групп чаще помогали жертвам, чем нападающим, причем агрессивное вмешательство встречалось с большей частотой, чем умиротворяющее. Довольно существенные межгрупповые различия отмечены лишь по соотношению частот кооперации и вмешательства.

Таблица 9. Частота различных типов поддержки у бурых макаков

Тип поддержки	Группа I		Группа II	
	абс.	%	абс.	%
Вмешательство				
на стороне нападающего	12	12,5	10	10,8
на стороне жертвы	55	57,3	47	50,5
агрессивное	37	38,5	31	33,3
умиротворяющее	18	18,8	16	17,2
неопределенных участников	9	9,4	4	4,3
Всего	76	79,2	61	65,6
Кооперация	20	20,8	32	34,4
Всего	96	100,0	93	100,0

Особи из группы I чаще помогали другим животным в конфликтных ситуациях, а не участвовали в совместных нападениях, как животные из группы II (см. рис. 4).

Как и в группах бурых макаков, у макаков резусов вмешательство в агрессивные столкновения на стороне одного из участников преобладало над кооперацией (рис. 4). Члены группы также чаще помогали жертвам, чем нападающим. И в группе макаков резусов агрессивное вмешательство преобладало над умиротворяющим и аффилиативным. Здесь из 125 случаев поддержки в 26 случаях (20,8%) в столкновения вмешивались родственные особи. Частота вмешательства родственных особей в столкновения на стороне агрессора или жертвы представляла приблизительно одинаковую долю от общего числа агрессивных вмешательств: соответственно 22,6% — на стороне агрессора и 22,4% — на стороне жертвы. Эти данные свидетельствуют о наличии четко выраженной тенденции к оказанию помощи родственным особям независимо от того, находятся ли они на положении агрессора или жертвы. В большинстве случаев помощь жертве оказывали неродственные особи, занимающие более высокие основные ранги по сравнению с агрессором. Лишь близкие родственники помогали жертве с очевидным риском для себя, являясь более низкоранговыми по сравнению с агрессором. Поддержку агрессору оказывали неродственные особи как высокого, так и более низкого основного ранга по сравнению с жертвой. В группе у макаков резусов были выделены особи, являющиеся наиболее активными помощниками (оказание помощи семь и более раз за период наблюдений). Ими оказались половозрелые высокоранговые особи — самец-лидер и четыре самки. Наиболее активным помощником являлся самец (41 раз). Наиболее частыми объектами поддержки оказались взрослая самка, не имеющая родственников в данной группе, и подросток, имеющий в группе одного родственника — мать (шесть-семь раз). Поддержка носила реципрокный характер лишь в двух парах особей: мать

Таблица 10. Частота встречаемости реципрокной и нереципрокной поддержки в группах макаков бурых и резусов

Группа	Рец.	Нерец.	Рец. + + Нерец.	Рец., %	Нерец., %
Макаки бурые					
группа I	3	33	36	8,3	91,7
группа II	16	19	35	45,7	54,3
Макаки резусы					
группа I	10	74	84	11,9	88,1

Таблица 11. Наиболее активные помощники и объекты активной поддержки в группах макаков бурых и резусов

Группа	Активные помощники (по частоте)	Объекты активной поддержки (по частоте)
Макаки бурые		
группа I	C-1, A-1, E-1, J-1	Y-3, H-2, H-1
группа II	J, v-1	J, O-2
Макаки резусы	L, O-1, Z-1	N-1, F-2
группа I	C-1, K-2	

C-1 — дочь C-2 (соответственно 10 и 9 раз) и отец J — дочь D-1 (два и два раза). В большинстве случаев поддержка была нереципрокной. Отмечены случаи нереципрокной односторонней поддержки (она направлена конкретным животным на одну и ту же особь условно три и более раз). Нереципрокную поддержку оказывал лидер группы шести взрослым самкам и одному подростку, а также взрослая самка O-1 по направлению к самке F-1. По частоте встречаемости реципрокных пар I группа макаков резусов (13—131) была более сходна с группой I бурых макаков. Эти же две группы оказались сходны и по числу наиболее активных помощников в агрессивных столкновениях (табл. 10, 11).

В отличие от бурых макаков и резусов в группе яванских макаков тенденция к помощи жертве не была четко выражена (см. рис. 3). Помощь агрессору носила характер агрессивных действий и подкрепляла исход конфликта. Если у резусов и бурых макаков помощь жертве в 2 раза чаще принимала вид агрессивных действий, то у макаков яванских поддержка жертве в практически равном числе случаев принимала вид агрессивных или дружелюбных действий.

Во всех исследованных группах трех видов макаков вмешательства в агрессивные столкновения происходили чаще, чем исходная кооперация нападающих. Поддержку в агрессивных столкновениях чаще оказывали родственным особям (будь то агрессор или жертва) в группе у макаков резусов и яванских и в одной группе бурых макаков (табл. 12—14).

Таблица 12. Частота поддержки между членами одной матрилинии и неродственными животными в двух группах бурых макаков (Бутовская, Ладыгина, 1989)

Матрилиния	p	q	n_o	$n-n_o$	r
		Группа I			
A	3	12	4	27	2,25
B	1	9	4	27	1,00
C	—	22	3	28	—
D	—	9	3	28	—
E	—	12	4	27	—
F	—	4	2	29	—
G	1	22	3	28	0,64
H	2	19	2	29	3,05
J	—	15	2	29	—
Сумма					6,94
$N=9$					$\bar{r}=0,77$
		Группа II			
M	1	1	2	21	21,0
N	—	7	3	20	—
O	4	13	3	20	3,08
R	1	7	3	21	3,00
S	—	6	2	21	—
Сумма					27,08
$N=5$					$\bar{r}=5,42$

Таблица 13. Частота поддержки в агрессивных столкновениях, направленная на особей из собственной матрилинии и неродственных особей в группе макаков резусов (В-131; пос. Тамыш, 1989)

Матрилиния	p	q	n_o	$n-n_o$	r
A	0	1	3	25	0
B	1	9	4	24	0,89
C	9	8	2	26	29,25
D	0	11	2	26	0
E	2	0	2	26	52
F	4	2	2	26	52
K	6	9	4	24	5,33
Q	2	8	4	24	2
H	0	0	2	26	0
V	1	2	3	25	6,25
W	0	0	2	26	0
Сумма					147,72
$N=11$					$\bar{r}=14,77$

Таблица 14. Частота поддержки, направленная на особей из собственной матрилинии и неродственных особей в группе макаков яванских (В-422; пос. Тамыш, 1988)

Матрилиния	p	q	n_o	$n-n_o$	r
M	0	1	3	24	0
N	0	0	2	25	0
K	1	5	4	23	1,53
L	3	19	3	24	1,89
R	0	1	2	25	0
Q	3	8	3	24	4,50
V	1	3	2	25	8,33
W	1	2	2	25	12,50
F	1	13	2	25	1,92
Сумма					30,67
					$\bar{r}=3,40$

В каждой исследованной нами группе существовали матрилинии, члены которых чаще оказывали поддержку родственникам (табл. 12—14). Особенно отчетливо эта тенденция проявлялась в группе макаков резусов (пять матрилиний) (табл. 13).

Анализ направленности в оказании помощи особям — участникам агрессивных столкновений в группе Макаков резусов выявил еще одну закономерность, связанную с возрастом объекта помощи: подростки получали помощь в 95,5% случаев от общей доли их участия в столкновениях (42 случая общего участия из 44), а взрослые особи — в 53,5% (93 из 174). Сходные результаты получены и для двух других видов макаков, что свидетельствует, по-видимому, о существовании универсальной тенденции к оказанию помощи и защиты подростков характерной для сообществ приматов.

В ряде случаев, когда агрессия была направлена на родственную особь (например, на собственного детеныша), в столкновение тотчас вмешивались неродственные высокоранговые особи (обычно самец-лидер или высокоранговые самки) и прекращали ее. Таким образом, поддержка оказывается неродственными особями одному из животных, конфликтующих с собственным родственником. Она является проявлением внешнего по отношению к данной матрилинии механизма торможения агрессии.

Во всех исследованных нами группах поддержку чаще оказывали высокоранговые особи, о чем свидетельствуют полученные коэффициенты ранговой корреляции Спирмэна, для макаков бурых равные соответственно 0,81 и 0,71, а для макаков яванских — 0,54. Поддержку агрессору часто оказывали особи более низкого, чем он сам, ранга. Лишь в незначительном числе случаев помощник имел ранг выше агрессора. В то же время особи, оказывающие помощь жертве, имели более высокий ранг по сравнению с жертвой. Анализ случаев агрессивной помощи на стороне жерт-

вы показал, что помощники, как правило, имели более высокий ранг, чем нападающие, независимо от факторов родства. В тех случаях, когда помощник имел ранг ниже агрессора, он всегда являлся близким родственником жертвы.

Что касается связи между основным рангом особи и частотой полученной ею помощи, то она практически отсутствовала для одной группы бурых макаков ($r_s = 0{,}01$) и для группы макаков яванских ($r_s = 0{,}07$). Во второй группе бурых макаков существовала тенденция помогать более высокоранговым особям ($r_s = 0{,}38$). По-видимому, в каждой группе существуют особи, которые чаще других становились объектом поддержки со стороны других членов группы. Например, в группе макаков яванских выделялись три особи: две из них высокоранговые самки, у младшей из которых мать занимала лидирующее положение среди самок, а третья особь — молодая низкоранговая самка.

Анализ случаев поддержки в плане ее реципрокности показал, что в группах у бурых макаков и у макаков яванских помощь является односторонней, частота же реципрокной поддержки низка (соответственно у бурых макаков $p_{r_1} = 45{,}7$ и $p_{r_2} = 8{,}3\%$, $p_r = 11{,}9\%$ у макаков резусов, $p_r = 17{,}18\%$ у яванских).

Наши данные подтверждают идею Дж. Каплан о том, что поддержка в агрессивных столкновениях представляет собой характерный для приматов механизм контроля за внутригрупповой агрессией (Kaplan, 1978). Механизм этот развит в неодинаковой степени у обезьян разных видов, о чем свидетельствуют наши собственные данные в комплексе с результатами других исследователей (Бутовская, Ладыгина, 1989; Kaplan, 1978; Rowell, 1971).

В большинстве случаев вмешательство происходит, когда агрессивные столкновения между парой особей достигают высокой интенсивности и экспрессивности, принимая форму контактной агрессии. Например, 32% из всех случаев поддержки в столкновениях в группе яванских макаков были направлены на прекращение контактной агрессии и 58% — на прекращение конфликтной агрессии, имеющей тенденцию к переходу в контактную.

Общей закономерностью поддержки в столкновениях у приматов, по-видимому, можно считать активное участие высокоранговых особей в оказании помощи. Это явление следует рассматривать как своеобразный способ реакции группы на угрозу нарушения ее целостности со стороны отдельных ее членов. Фактор выбора объектов поддержки в зависимости от их ранга, по-видимому, подвержен значительной межгрупповой и межвидовой изменчивости. Универсальной закономерностью следует считать тенденцию к оказанию помощи предпочтительно родственным особям, отмеченную у разных видов обезьян. Этот факт реально объясним с точки зрения теории родственного отбора (Kaplan et al., 1987). Последовательно помогать жертве могут и неродственные животные. По данным В. Рейнхарда с соавторами (Reinhardt et al., 1986), L-самка в группе макаков резусов, не имеющая близких родственников, постоянно вмешивалась

в агрессивные столкновения, причем всегда на стороне жертвы. Не отмечено было какой-либо избирательности в выборе объекта поддержки. А поскольку данное поведение нельзя объяснить ни с позиций родственного отбора, ни как способ упрочения своего доминантного положения (помощь ее не была реципрокной), то исследователи предположили, что поведение самки представляет собой пример альтруизма (Reinhardt et al., 1986). Высокоранговые особи, оказывая поддержку одному из участников столкновения, практически не подвергают себя серьезной опасности в отличие от низкоранговых. В то же время их вмешательство всегда успешно и приводит к прекращению ссоры. Ничем не рискуют и низкоранговые особи, поддерживая высокорангового нападающего. Иное дело, когда низкоранговые особи отваживаются прийти на помощь жертве — в этом случае они подвергают себя значительному риску самому стать объектом агрессии. В полном соответствии с теорией родственного отбора в этом качестве выступают лишь особи — близкие родственники жертвы (чаще всего матери).

И в случае родственных, и в случае неродственных помощников поддержка чаще бывает нереципрокной у макаков резусов, бурых и яванских. Правда, в литературе существуют также сведения иного характера. Показано, что у макаков боннет поддержка между родственниками носит реципрокный характер, а между неродственными особями — нереципрокный (Silk, 1982). Реципрокный характер вмешательства в агрессивные столкновения со стороны неродственных особей отмечен в группе зеленых мартышек (Hunter, Horrocks, 1987). Возможно тем не менее предполагать, что нереципрокный характер поддержки в столкновениях между неродственными особями — явление более универсальное для разных видов приматов. Оно может быть связано с частым существенным различием в рангах помощников и жертв. Учитывая, однако, факт, что в целом ряде случаев выбор объектов защиты определяется исключительно на основе индивидуальных предпочтений и привязанностей, становится понятным также и существование тенденции к реципрокной поддержке как родственных, так и неродственных особей у некоторых видов приматов. Существенную роль в выборе особи для поддержки играет критерий близости по социальному статусу между помощником и жертвой, предпочтительные дружелюбные контакты и частая пространственная близость.

Отмечено существование определенных половозрастных различий в оказании помощи и ее получении в агрессивных столкновениях у низших узконосых обезьян. Как правило, самки имели тенденцию помогать родственным особям, особенно если дело касалось подростков. Самцы же (и это подтверждают исследования других авторов) чаще оказывали помощь неродственным особям (Hunter, Horrocks, 1987). Выбор объектов защиты со стороны самцов и самок в направлении неродственных особей варьировал в зависимости от каждой конкретной группы в пре-

делах одного вида (Бутовская, Ладыгина, 1989; Kaplan et al., 1987) и мог носить видоспецифический характер. Как правило, особи в группах бурых макаков предпочитали помогать жертвам, а в группе яванских макаков — агрессорам (см. рис. 2—3). Представители высокоранговых матрилиний чаще получают поддержку со стороны родственных и неродственных особей, чем члены низкоранговых матрилиний.

По мнению некоторых ученых, более высокая частота помощи агрессорам со стороны самцов-доминантов, отмеченная различными исследователями, свидетельствует против гипотезы о связи роли контролирующего животного с доминантным статусом самца (Kaplan et al., 1987). Однако если представить себе, что основными функциями контролирующего животного являются прекращение конфликта и повышение внутригрупповой стабильности независимо от того, каким способом это достигается — уравновешиванием сил конфликтующих сторон или углублением существующего неравенства, то вышеуказанное противоречие становится менее существенным. Предпочтительное вмешательство высокоранговых особей в агрессивные столкновения, прекращающее их, наглядно демонстрирует, с нашей точки зрения, важную роль этой категории особей в поддержании групповой интеграции. Функция же контролирующей особи осуществляется вне зависимости от факторов родства.

Тенденция к оказанию помощи родственным особям способствует и консолидации кровных родственников в более тесные подгруппы в пределах единой структуры и может рассматриваться в качестве аналога функции контролирующего животного на уровне родственной подгруппы.

Выделенные нами общие тенденции оказания помощи и поддержки в столкновениях в мультисамцовых группах у макаков характерны, по-видимому, и для антропоидов (шимпанзе) (Waal, 1984b). Существование механизмов поддержки в столкновениях у приматов во многом отражает сложность их социальной структуры, наличие развитых механизмов индивидуального опознавания в пределах группы, способность различать родственников и неродственных особей.

Возникновение механизмов поддержки в столкновениях могло быть тесно связано с экологическими условиями. Известно, к примеру, что у видов мартышек, живущих в густой листве деревьев, вмешательство в столкновения со стороны третьей особи практически отсутствует (Rowell, 1971), тогда как у зеленых мартышек, проводящих на земле значительную часть времени, поддержка в столкновениях часто имеет место и во многом сходна с таковой, описанной у павианов и макаков (Hunter, Horrocks, 1987). Данные, полученные нами, по бурым и яванским макакам свидетельствуют о том, что взрослые самцы (в том числе и лидеры группы) редко поддерживают своих взрослых сестер в конфликтах с другими особями. У видов с матрифокальной организацией социальной структуры (например, у барбарийских макаков) и в защите детенышей от хищников ведущую роль также играют родственники-самки, прежде всего матери и тетки, но не родственные по материнской линии самцы (Kuster, Paul, 1986).

У видов, для которых характерен переход самок в другие группы с достижением половой зрелости, наоборот, отмечена активная поддержка между родственными самцами, а также поддержка и помощь со стороны самцов в направлении родственных самок и их детенышей (соответственно, бабушек, матерей, племянников, например, в сообществах шимпанзе; Bygott, 1975). Альянсы самцов-родственников известны и у павианов гамадрилов, причем интересно, что реципрокный альтруизм между родственными самцами ограничивается чаще всего агонистическими альянсами и не связан с проявлениями дружелюбного поведения (Noë, 1986).

В чем же причина такой половой дифференциации поведения, выраженной в различиях социальных контактов с родственниками? Важную роль здесь, на наш взгляд, играют особенности организации социальных структур. В первом случае самки, достигнув половой зрелости, остаются в родной группе и, следовательно, связи с родственниками сохраняются в течение всей жизни и во многом предопределяют их реальный жизненный успех. Самцы же у видов с матрифокальной организацией покидают натальные группы и, как правило, редко находятся в тесном контакте с собственными сестрами. К тому же если они и остаются в той же группе, то вступают в половые контакты с неродственными самками. В этих условиях с точки зрения индивидуального естественного отбора и теории итоговой приспособленности можно предположить, что самцы будут защищать либо всех детенышей данной группы, либо избирательно одного или нескольких. Обычно происходит последнее. Так, в группах у макаков мы наблюдали устойчивые привязанности взрослых самцов с одним-двумя детенышами, которые далеко не во всех случаях объяснялись тесными дружелюбными контактами самцов с матерями детенышей.

Если вспомнить, что в процессе онтогенеза подростки-самцы раньше становятся «самостоятельными» и большую часть времени проводят в обществе сверстников, как правило, своего же пола, то становится понятным, что и с точки зрения механизмов запоминания родственных особей для самок более естествен контакт со своими племянниками и младшими сестрами, для самцов — с детенышами конкретных неродственных самок и поддержка детенышей на основе индивидуальной избирательности. Стратегии, практикуемые особями противоположного пола, несомненно, могут рассматриваться как взаимодополняющие, обеспечивающие надежность защиты потомства не только со стороны родителей (обычно матери, так как всегда в мультисамцовых группах существует неопределенность отцовства), родственников матери, но и со стороны неродственных членов группы.

Исследование общих закономерностей поддержки в столкновениях у разных видов приматов позволяют предположить модель аналогичного явления в сообществах древнейших гомонид, живших, вероятнее всего, гетеросексуальными группами, в состав которых входили представители нескольких матрилиний. Прежде всего это контроль со стороны особей с высоким социальным статусом за сохранением внутригрупповой стабильности, прекращение ими ссор, возникших между членами группы; поддержка кровных родственников, прежде всего близких, во внутригрупповых конфликтах; защита детенышей и подростков высокоранговыми особями (родственниками и неродственниками); последующее примирение конфликтующих сторон, инициатором которого часто выступали обидчики, сопровождающееся дружелюбными контактами, а возможно, и обменом «подарками».

РОДСТВЕННЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ И ОСНОВНЫЕ РАНГИ В ГРУППАХ У ПРИМАТОВ

Анализ социального поведения особей в группах у обезьян указывает на определенные тенденции и связи между социальным статусом и родственными связями животных, а также на существование общих закономерностей наследования рангов в матрилиниях (Kayama, 1985; Maikle, Vessey, 1981). Исследования, проведенные Дж. Лоем и К. Лой (Loy J., Loy K., 1974), показали, что при экспериментальном выделении молодняка резусов из стада, где они родились, особи, родственные по материнской линии, держатся вместе и контактируют между собой даже в возрасте 20—30 месяцев, т. е. почти во взрослом состоянии, чаще, чем с неродственными особями.

Кроме того, система доминирования, устанавливающаяся в выделенном стаде молодняка, на 95% определяется положением («рангом») матерей этого молодняка в исходном стаде и поэтому заранее может быть предсказана исследователем. Матрилинейные связи переносятся из исходной группы во вновь образованную и составляют основу организации последней и структуры поведения вошедших в нее особей. Поэтому молодняк, отделенный от своего сообщества, сохраняет структуру, предопределенную генеалогическими связями по материнской линии. Нам представляется вполне обоснованным вывод названных исследователей: «Детеныш развивает тесные связи с матерью, сиблингами и другими материнскими родственниками, и эти родственные связи служат основой для его включения в сообщество в целом» (Loy J., Loy K., 1974. P. 94—95).

Наблюдения Дж. Лоя и К. Лоя подтверждают выводы ранее проведенных исследований М. Каваи, С. Кавамуры, Д. Сейда и Г. Марсдена: ранг и, следовательно, положение каждого нового поколения стада зависят от ранга матери и сохраняются даже после ее смерти, таким образом матрилинейная генеалогия имеет большое значение для поведения и организации макаков резусов

(Loy J., Loy K., 1974). Сходные явления были обнаружены и многими другими исследователями, проводившими наблюдения над стадами макаков различных видов.

Т. Роуэлл, ссылаясь на информацию И. Кауфмана, отмечает, что у свинохвостых макаков организация стада основана на сильных постоянных связях матери с потомством, что приводит к образованию замкнутых матрилиний.

У макаков резусов доминирование основано на матрифокальных группах, в которых мать и потомство поддерживают друг друга, а не на линейных отношениях отдельных животных.

О прочности связей в матрилинии свидетельствует то обстоятельство, что, даже перейдя в другое стадо, братья по материнской линии помогают друг другу повысить ранг (Rowell, 1972).

С. Кавамура, а вслед за ним и другие исследователи установили, что основанные на матрилиниях группы (классы, по терминологии Кавамуры) носят наследственный характер (Kawamura, 1965; Kawai, 1965; Marsden, 1968; Missakian, 1972; Sade, 1967, 1972).

Результаты многих наблюдений доказывают, что динамика системы организации обезьян в стадах со многими самцами основана на взаимодействии между матрилиниями, имеющими каждая свой ранг, с одной стороны, и линейной иерархии самцов — с другой.

Таким образом, в стадах макаков существуют устойчивые генеалогические группы, объединяющие животных, родственных по материнской линии. Классическая матрилиния состоит из матери, ее сыновей, дочерей и детей дочерей. Неизвестно точно, сколько может сохраняться такая матрилиния после смерти старой самки-матриарха, но наблюдались группы с матрилиниями из четырех поколений. Возможно, существуют также материнские группировки из пяти-шести поколений. Во многих отношениях, в частности при совместном кормлении, члены матрилиний ведут себя различно по отношению друг к другу и к неродственникам. Статистический анализ поведения самцов-резусов, проведенный М. Миллером, А. Клингом и Д. Диксом, показал, что приобщение подрастающих самцов к сообществу (социализация) в пределах своей матрилинии представляет заметный контраст с их приобщением к неродственной группе, к стаду в целом. В первом случае поведение минимально конкурентно по своему характеру, во втором более важное значение имеет угроза агрессии (Fox, 1975; Miller, Kling, Dicks, 1973). Исходя из всего изложенного остановимся подробнее на данных распределения основных рангов в четырех группах особей представителей трех видов из рода Macaca (общие сведения о группах представлены выше). Анализ исследованных нами групп показал следующее: в двух группах бурых макаков особи отчетливо распределяются на четыре подгруппы — высокоранговые, средне-высокоранговые, средне-низкоранговые, низкоранговые — в соответствии с величиной значения разности между числом побед и поражений в стол-

кновениях, вычисленной для каждой особи (Бутовская, Ладыгина, 1989). Взрослых особей и подростков во всех исследованных группах ранжировали вместе. Матери в группах бурых макаков всегда превосходили по рангу детенышей независимо от возраста последних. В ряде случаев ранг младшей дочери был выше, чем ранг старшей. Например, в группе I — особи А-3 и А-4, В-1 и В-4; в группе II — О-2 и О-3. Молодой самец из группы II занимал более низкий ранг по сравнению со своей взрослой сестрой. Интересно, что через год, когда этот самец после смерти старого лидера стал доминантом, то ранг сестры при этом не повысился.

В группе макаков резусов резко выделялись высокоранговые особи, об остальных категориях рангов можно было говорить лишь условно. Во всех матрилиниях матери занимали более высокий статус по сравнению с детенышами обоего пола. Максимальное различие между рангами родственников отмечено в матрилинии М, где мать занимала высокий ранг, а дочери — низкие ранги. Только в матрилинии N мать и неполовозрелый сын и в матрилинии J мать и младшая дочь имели одинаковые ранги. В нескольких случаях, подобно ситуации в группах бурых макаков, младшая сестра или младший брат занимали более высокий ранг, чем старшая сестра: особи Р-2 и Р-3, J-2 и J-3.

В группе макаков яванских особи, также как и бурые макаки, четко распределились на четыре ранговые подгруппы. Здесь матери также занимали более высокий ранг по сравнению со своими отпрысками. Исключением явились матрилинии К и Q, в которых, соответственно, дочь и сын доминировали над матерью. Для особей-родственников в группе яванских макаков были характерны выраженные отличия в пределах матрилиний по рангу.

Исследования поведения в группах у трех видов макаков позволили выявить ряд общих закономерностей: 1. Как правило, матери занимают в группе более высокий ранг по сравнению с дочерьми и неполовозрелыми сыновьями; 2. Инверсия рангов матери и дочери редка и является скорее исключением. Инверсия рангов мать — дочь отмечена лишь в группах, находящихся в процессе своего формирования, в новообразованных группах с короткими матрилиниями; 3. Инверсия рангов сестер, при которой младшая занимает более высокий статус в группе, чем старшая,— распространенное явление у представителей рода макаков, а возможно, и у других таксонов приматов, для которых длительно существующие матрилинии служат основой социальной структуры групп. Инверсия возможна и как следствие своеобразной стратегии, практикуемой некоторыми подростками,— проводить основную часть времени рядом не с матерью, а с какой-либо высокоранговой самкой и вступать в дружелюбные контакты преимущественно с последней (Бутовская, Ладыгина, 1989).

Социальный ранг матери не только оказывает существенное влияние на будущее положение взрослой дочери в общей системе иерархии данной группы, но и способствует занятию определенного положения в группе взрослыми сыновьями. Известно, что

сыновья высокоранговых самок занимают более высокий социальный статус в мультисамцовых группах независимо от того, остаются они в натальной группе или переходят в другую. Такая тенденция отмечена для шимпанзе, причем при переходе самцов в соседнюю группу наблюдается определенная закономерность: самцы стремятся перейти в группы, где уже обосновались ранее их старшие братья (Maikle, Vessey, 1981). Братья образуют друг с другом альянсы против неродственных самцов и с их помощью завоевывают или же отстаивают друг для друга высокие социальные ранги (Vessey, 1984).

Каковы же механизмы, лежащие в основе наследования рангов по материнской линии? Наиболее вероятным, с нашей точки зрения, является предположение о формировании матерью и другими взрослыми особями определенного стереотипа социального поведения у подрастающего поколения (Horroks, Hunter, 1983; Kayama, 1985). Матери направляют непропорционально большое количество агрессивных действий на собственных детенышей в первые месяцы их жизни, что, по-видимому, существенным образом отражается на отношениях доминирования-подчинения между матерью и взрослыми детьми в будущем. Тот факт, что сыновья часто доминируют по отношению к матери, хотя бы частично объясняется различиями в условиях социализации особей разного пола: самцы раньше отделяются от матери и проводят больше времени вдали от нее, мать, в свою очередь, раньше прекращает агрессивные действия в направлении сыновей (Bernstein, Ehardt, 1986).

Матери обеспечивают высокие ранги своим детенышам не путем воспитания в них высокоагрессивных особей, а благодаря формированию устойчивого стереотипа подчиненности у детенышей низкоранговых самок. Установление иерархических отношений в группе указанными путями является важным фактором, способствующим сохранению групповой стабильности. Реверсия рангов старшей и младшей сестер во многом связана с поведением матери, чаще принимающей сторону младшей в конфликтных ситуациях (Schulman, Chapais, 1980). Социобиологи объясняют данный феномен с точки зрения теории итоговой приспособленности: мать больше заинтересована в той из дочерей, которая способна произвести на свет больше потомства (Wilson, 1975). А так как пик репродуктивной активности у приматов приходится на начальный период половой зрелости, то получается, что, когда младшая из сестер достигает этого пика, старшая его уже минует.

Такое объяснение, однако, не сообразуется с реальными фактами, ибо известно, что у макаков резусов и яванских матери отдают предпочтение младшей из дочерей с самого рождения. Хоррок и Хантер предлагают более приемлемое, с нашей точки зрения, объяснение. Реверсия рангов сестер рассматривается ими с позиции соревнования между особями одного пола. Поведение матери являет собой стратегию, снижающую вероятность объ-

единения дочерей для подавления ее более высокого социального статуса. Защищая младшую дочь, мать получает в ее лице союзника в конкурентной борьбе со старшей дочерью, обеспечивая себе более прочное положение в пределах матрилинии.

Данные по поведению макаков магот не подтверждают эволюционных моделей доминантных отношений у самок, объяснявших ранговые отношения сестер как функцию их репродуктивной ценности или как стратегию матери, направленную на сохранение собственного статуса (Kuester, Paul, 1986). У макаков магот отсутствовали генеалогии с четкими инверсиями рангов у взрослых сестер. Если инверсии все же имели место, то они происходили в генеалиниях с большими разветвленными кланами и в диадах сестер с разницей в возрасте значительно больше 1 года. Наблюдения за маготами показали также, что в отличие от макаков резусов и яванских матери не пытались или не могли произвести реверсию доминантных отношений у дочерей.

Реверсия рангов, как правило, ингибируется продолжительными демонстрациями доминирования со стороны старшей сестры, что гораздо четче выражено в малых по размеру генеалогиях вследствие повышенной вероятности их более тесного постоянного контакта друг с другом. На первый взгляд, повышение вероятности инверсии рангов при увеличении разницы в возрасте сестер не совсем понятно. Однако, как и в случае больших по размеру матрилиний, смерти матери, увеличенная разница в возрасте снижает частоту контактов, сопряженных с проявлением доминирования со стороны старшей сестры, что повышает шанс ранговой реверсии. Отсутствие реверсии может являться и видоспецифической чертой поведения макаков магот, связанной с поведением матери по отношению к детенышам. Известно, что самки-матери этого вида реже поддерживают младших дочерей в ссорах со старшими, а на ранних этапах жизни новорожденного ограничивают его контакты с другими особями.

Таким образом, в группах у приматов, особенно при матрилинейной системе организации, особи занимают во взрослом состоянии социальное положение, которое во многом заранее предопределено их родственными связями. Самки получают ранг, близкий к рангу матери, слабо коррелирующий с их агрессивностью. Поведение самцов, вынужденных приобретать статус в новой группе, также предопределено социальным положением матери и особенностями их социализации в натальной группе. Наследование рангов носит, по всей видимости, экстрагенетический характер и может рассматриваться как социальная традиция. Изучение этого явления в группах у обезьян позволяет предположить существование аналогичного явления в сообществах ранних гоминид. Наследование социального статуса по материнской линии могло быть одним из путей поддержания внутригрупповой социальной дифференциации, предотвращающим агрессивные стычки между особями, направленные на завоевание более высокого ранга.

МЕХАНИЗМ ДЕЛЕНИЯ ГРУПП У ПРИМАТОВ И РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ

Механизмы узнавания родственников (в том числе и дальних) играют в жизни приматов существенную роль, как способ поддержания внутригрупповой интеграции. Однако общие размеры группы зависят не только от внутренних социальных факторов, но и от конкретных экологических условий. Размеры группы — зависимая эволюционная переменная: возрастание общих размеров группы дает ей ощутимую выгоду в защите от хищников, однако одновременно падает и пищевой успех членов группы (Terborgh, 1986). Это означает, что с увеличением размеров группы повышается защищенность всех ее членов от хищников, но одновременно повышается и конкуренция между членами группы за пищевые ресурсы У видов с выраженным половым диморфизмом самцы имеют значительные преимущества в получении доступа к ограниченным источникам корма, чем меньшие по размерам самки (Hamilton, 1985). Выходом из такого положения может быть снижение в группах пропорции взрослых самцов по сравнению с самками (крайний вариант — односамцовые группы или группы, состоящие из одних самок, к которым время от времени присоединяются один или несколько самцов).

Многочисленные наблюдения показывают, что создание гаремов — это ответ вида или отдельной популяции на экстремальные условия обитания. Так, они типичны для гамадрилов, живущих в полупустынной местности. Временно они возникают у павианов чакма в периоды острой нехватки пищи. Чтобы обеспечить естественное воспроизводство при минимальном количестве пищи, из мультисамцовой группы изгоняются все самцы, кроме одного, и она превращается в гарем или, как иногда выражаются, в полигамную ячейку.

Другим способом снижения соревнования между полами за пищевые ресурсы может явиться пищевая специализация. Так, например, известно, что самцы шимпанзе удовлетворяют потребности в белковой пище, охотясь на различных небольших животных, а самки — в основном за счет ужения термитов и муравьев (Uehara, 1986). Существенную роль в распределении ресурсов в пределах группы особей одного пола играют не только социальные ранги животных, но и их родственные связи. В ряде случаев последние даже более значимы (Watts, 1985).

Социальная организация групп у шимпанзе может служить примером оптимальной адаптации, направленной на предотвращение конфликта между особями группы за пищевые ресурсы: взрослые особи этого вида часто отделяются от группы поодиночке или парами во время кормления (Ghiglieri, 1985). Тот же автор указывает на значительное сходство общих закономерностей объединения мелких подгрупп в единое целое и распада последних с аналогичными процессами в обществах охотников-собирателей.

Несмотря на разнообразные механизмы, позволяющие существовать группам значительного размера, имеется все же предел, достигая которого группа неизбежно должна поделиться. Механизм деления, основанный на поддержании определенной степени родства в пределах группы, возможно, является реальным и надежным способом регуляции ее размеров и препятствует ее чрезмерному увеличению. Процесс деления группы описан подробно у макаков и мартышек. Это позволило понять определенные закономерности, общие для видов с матрилинейной структурой групп. Самец входит в ядро стада и доминирует в нем, удерживая самок с помощью агрессии лишь в экстремальных ситуациях. Напротив, в экологически богатых районах, таких, как остров Лолуи, где у обезьян к тому же нет врагов, основу стада составляют взрослые самки, детеныши и молодняк обоего пола. По-видимому, ранг группы в большей мере зависит от силы ее «женского» ядра, чем от силы доминирующего самца. В наблюдавшихся Дж. Ванденбергом стадах доминирующие самцы переходили из группы в группу, а ранг группы не менялся (Vandenbergh, 1967).

Характерно также, что у макаков, когда самец уходит из стада, а это случается часто, он уходит один, с самкой же уходит вся ее линия, а за ней линии более низкого ранга. В результате происходит деление стада. Такой раскол стада макаков на два наблюдал японский исследователь Н. Кояма. В первоначальном стаде было 16 матрилиний: семь из них вошли во вновь образовавшееся стадо А, а девять остались в первоначальном стаде (В). Постепенно большинство самцов из стада А перешли в стадо В и наоборот. Таким образом, в результате образовалось два стада, состоящие из матрилиний и обменивающиеся самцами (Kayama, 1970).

Э. Миссакиан в 1968—1970 гг. наблюдала процесс деления на три части стада, состоявшего из 288 животных и насчитывавшего 22 матрилинии. Этот процесс занял 18 месяцев (Missakian, 1973). Такие деления стада, видимо, сравнительно редки. Нельзя сказать также, насколько типичен описанный Н. Коямой случай, когда стадо делится на два и затем обменивается самцами. Э. Миссакиан, в частности, не ставила своей целью проследить поведение самцов в процессе раздела стад и после него.

Однако можно сказать с достаточной определенностью, что уход самцов из родного стада по достижении половой зрелости характерен не для всех видов макаков. У макаков вида M. radiata связи между самцами крепче, чем у японских макаков и резусов, и подросшие самцы в большинстве стад легко занимают свое место в иерархии. Однако не исключено, что впоследствии они могут уйти из стада. Причины подобных явлений не объясняются, и трудно сказать, носят они экологический или филогенетический характер (Simonds, 1973).

О структуре стада павианов и его динамике нет столь подробных сведений ввиду отсутствия достаточно продолжительных наблюдений, при которых идентифицируются все животные и прослеживаются генеалогические связи за много поколений.

Кажется наиболее вероятным, что, судя по данным о родственных павианам видах обезьян, у них структура генеалогических отношений та же, что у макаков.

Исследования последних лет внесли уточнения и поправки относительно принципов деления исходной группы. Уход одной или нескольких матрилиний — лишь одна, притом наиболее простая модель. Чаще всего дело обстоит не так просто. Наблюдения за группой резусов, живущих на о-ве Кайо-Сантьяго, показали, что особи четырех, из шести генеалогий распределились между двумя дочерними группами (Chepko-Sade, 1979). Каждая матрилиния разделилась приблизительно на равные части, точно по линиям доминирования. Высокоранговые члены матрилиний ушли в одну группу, низкоранговые — в другую. Разделение произошло между старшей дочерью и ее матерью с младшими сестрами. Не исключено, что деление особей в пределах матрилиний по линиям доминирования происходит лишь в тех случаях, когда матрилинии становятся слишком многочисленными и возникают практические сложности, связанные с избирательностью социальных взаимодействий в направлении родственных особей.

И. Малик с соавторами (Malik et al., 1985) в то же время отмечает, что делению исследованной ими группы макаков резусов не предшествовало повышение уровня агрессии в группе. Деление происходило спокойно и тихо. Оно было скорее следствием утраты единства в пределах большой группы (исходные размеры — 120 особей). Отпочковавшаяся от материнской дочерняя группа была подчиненной по отношению к первой и по отношению ко всем группам данной популяции.

Так же как и у макаков резусов, у голубых мартышек распад группы произошел на две неравные по размерам дочерние группы, бóльшая из которых заняла более благоприятную и бóльшую по размерам территорию, а меньшая — меньшую (Cords et al., 1986). О родственных связях особей в этом случае можно судить лишь предположительно, однако точно известно, что в новообразованных группах оказались особи (имеются в виду самки), которые в предыдущие годы проводили рядом бóльшую часть времени и чаще других груминговали друг друга.

Инициатором деления групп, по крайней мере у мартышек и макаков, всегда выступают самки (Cords et al., 1986; Ehardt, Bernstein, 1986).

Деление группы японских макаков (рис. 5) к примеру, осуществлялось по инициативе самок и закончилось образованием двух дочерних групп, из которых одна состояла из членов высокоранговых матрилиний, а другая — низкоранговых. 1. Самцы не принимали участия в разделении группы; 2. Сразу после деления все взрослые самцы из исходной группы бродили между дочерними группами (Oi, 1988). В сезон размножения вокруг групп бродили самцы-чужаки, впоследствии один из них стал лидером дочерней группы. Все высокоранговые самцы из материнской группы сконцентрировались в другой из новообразовавшихся групп. Сущест-



Рис. 5. Группа японских макаков на кормовой площадке. Особи расположились небольшими группками, чаще состоящими из родственных особей. Обезьяны подбирают зерна пшеницы. Кормление происходит без драк и стычек (Арашияма, Япония, 1991 г.)

венную роль в образовании и распаде группы играют особи женского пола и у видов с патрифокальной организацией социальных единиц (например, у шимпанзе; Nishida et al., 1985).

Разделение групп на две дочернии, как правило, доминантную и подчиненную, с учетом родственных отношений и социального статуса особей согласуется с теорией о том, что подчиненные особи играют важную роль в пространственном распространении вида (Chepko-Sade, 1979). Эти особи оказываются мигрантами и пионерами в освоении новых ареалов. В случае, если группа эмигрантов выживает в новых условиях, то, оказавшись под влиянием несколько иных факторов давления естественного отбора, она может постепенно дать начало новому подвиду (а в перспективе — и новому виду). С эволюционной точки зрения, деление матрилиний по линиям доминирования, таким образом, находит логичное объяснение. Его можно рассматривать как: 1) один из способов распространения сходных генов в пространстве (в популяции); 2) возможность для особей сходных генотипов завоевывать различные экологические ниши и реализовывать генетические предпосылки в максимально разнообразных условиях среды; 3) возможность для низкоранговых родственных особей получить дополнительный шанс при завоевании более высокого социального статуса в новообразованной группе; 4) более успешного усвоения новых полезных навыков особями со сходным генотипом.

В группах с матрилокальной структурой (например, у макаков) самки являются также инициаторами смены иерархических

отношений между матрилиниями. Подтверждают этот факт данные К. Эхардт и И. Бернстейна, И. Малика с соавторами по макакам резусам, а также наши собственные наблюдения за группой яванских макаков в Тамышском питомнике (1987 г.). Смещение доминантной матрилинии сопровождалось значительным количеством драк с нанесением серьезных повреждений, в ряде случаев приведших к смертельному исходу. В результате конфликта лидерство получила вторая по рангу матрилиния, а низвергнутая родственная группировка оказалась на самой низкой ступени иерархической лестницы. Характерно, что и у макаков резусов, и у макаков яванских самцы-родственники не выступали единым фронтом с представителями собственной матрилинии и не защищали своих родственников (Ehardt, Bernstein, 1986; Бутовская, личные наблюдения). Все усилия высокорангового самца, направленные на защиту жертв, оказались неэффективными. Эти данные заставляют задуматься об исключительно важной роли самок в сообществах у макаков и павианов как стабильного ядра группы и о достаточно автономном функционировании этого ядра относительно деятельности взрослых самцов.

Если допустить, что периодические смены доминантной матрилинии — закономерное событие в жизни мультисамцовых сообществ макаков и павианов, то их следует рассматривать как проявление внутригрупповых компенсаторных механизмов, направленных: на обеспечение равных возможностей для успешной реализации потенциала всех входящих в группу генотипов; на предотвращение ранговой поведенческой специализации. В этих условиях повышается вероятность реализации и распространения в сообществе полезных в целом исследовательских, манипуляторных и социальных навыков, накопленных у представителей других матрилиний.

В свете данных о иерархических переворотах, сопровождающихся падением доминантной матрилинии до статуса наиболее подчиненной, весьма проблематичным представляется вопрос о повышенном репродуктивном успехе высокоранговых особей, так как все преимущества, полученные вследствие достижения высокого статуса, с лихвой компенсируются и сходят на нет в результате внутригрупповых перестроек.

Определенный выигрыш от разделения группы могут получить самцы, так как в этом случае облегчается доступ к рецептивным самкам для низкоранговых самцов. Деление матрилиний по линиям доминирования с последующим распределением на две группы может служить механизмом, снижающим вероятность инбридинга.

РЕАКЦИЯ САМЦОВ И ДРУГИХ ЧЛЕНОВ ГРУППЫ НА РОДЫ И НОВОРОЖДЕННЫХ ДЕТЕНЫШЕЙ У ПРИМАТОВ

Исследование родственных связей и механизмов опознавания близких родственников в группах у приматов неизбежно требует анализа реакции членов собственной группы на роды и появление

новорожденного детеныша. К сожалению, данные, описывающие появление детеныша в естественных условиях, пока фрагментарны. Это связано с объективными сложностями наблюдения и установления отношений родства между членами группы на основе одних этологических данных. Вполне возможно, что положение будет хотя бы частично исправлено благодаря молекулярным методам опознавания родственников на основе сопоставления минисателлитной ДНК (Burke, Bruford, 1987). Этот же метод позволит сделать более точные выводы относительно отцовства в группах у приматов. Сложности наблюдений за процессом родов в природе определяются и тем обстоятельством, что роды часто приходятся на ночное время, роженицы чутко реагируют на присутствие постороннего.

Рассмотрим вкратце основные модели поведения других членов группы на роды и новорожденного у представителей основных крупных таксонов обезьян, описанные в неволе и в естественных условиях.

Церкопитековые. У большинства видов церкопитековых за родами наблюдают другие члены группы. Как правило, рядом с роженицей держатся те из них, которые и в обычное время предпочитают находиться по соседству, вступают с ней в разнообразные дружелюбные контакты. Наши наблюдения за родами у самки в группе макаков яванских (пос. Тамыш, 1988) показали, что другие члены группы не проявляли признаков волнения, страха или агрессии в ответ на действия роженицы, которая то сидела, опираясь о бок других особей, то отходила и сидела изолированно. Дружественные ей взрослые самки и подростки подсаживались и начинали груминговать эту особь. За время наших наблюдений взрослый самец из этой группы яванских макаков не проявлял никакого интереса к действиям самки. По данным других авторов, однако, известно, что взрослые самцы в группах у мартышек, макаков и павианов иногда проявляют в отношении рожающих самок сексуальное поведение; отмечены также случаи полового возбуждения у взрослых самок при виде родов (Shively, Mitchell, 1986). У гусаров, как правило, вся группа наблюдает за протеканием родов, при этом отмечается отчетливое стремление самой роженицы держаться рядом с другими особями в период родов и сразу после них (Chism et al., 1978).

Степень контакта других животных с новорожденными во многом зависела от терпимости матери и варьировала на межгрупповом и межвидовом уровнях. По данным С. Гоузоулес (Gouzoulis, 1984), в группе бурых макаков мать с новорожденным непосредственно после родов избегала приближения взрослого самца, но терпела присутствие самца-подростка, собственного сына, и неродственного детеныша-самца, разрешая последним даже прикасаться к детенышу. Контакты старших самок-сиблингов с новорожденными отмечены другими авторами (Trollope, Blurton-Jones, 1975). Наши собственные наблюдения также свидетельствуют о том, что контакты с новорожденными детенышами в группах у макаков резусов, яванских и бурых в первую очередь сводились к взаимодействиям с близкими родственниками матери. Контакты с неродственными особями во многом зависели от социального статуса самки-матери и от ее индивидуальных привязанностей. Низкоранговые самки в группах у макаков убегали при приближении самца и других неродственных особей. Такое выраженное избегание продолжалось первые несколько дней после родов. Высокоранговые самки более терпимо относились к приближению самца и позволяли ему взглянуть на детеныша и даже прикоснуться. Взрослые самцы в группах бурых макаков чаще допускались к новорожденным, чем в группах у яванских макаков и резусов. Эти различия, возможно, носят видоспецифический характер и связаны типичной для бурых макаков значительной терпимостью самцов к детенышам и высокой частотой их взаимодействий с детенышами самого разного возраста. Самцы бурых макаков много времени проводят, играя с детенышами и подростками, и крайне редко проявляют агрессию в направлении этой категории особей. У гусаров мать не разрешает взрослым особям прикасаться к детенышу в первые недели его жизни (Chism et al., 1978). Следует сказать, что у макаков и павианов, а также у мартышек и гусаров лактирующие самки повышаются в социальном ранге. Им оказывают больше дружелюбных «жестов внимания», чаще грумингуют, другие члены группы стремятся провести рядом с ними больше времени. Меняется их пространственное положение. Лактирующие самки держатся ближе к центру группы, рядом с самцом-лидером, у макаков и павианов.

Тонкотелые обезьяны. Роды у лангуров в естественных условиях наблюдал Оппенгеймер (Oppenheimer, 1976). Он описывает, как за роженицей внимательно следили две взрослые самки (к сожалению, степень родства между этими особями была неизвестна) — вначале издалека, сидя на дереве, затем спустились на землю и сели рядом с рожающей особью. Представители другого вида лангуров — P. nemaeus, напротив, совершенно индифферентно отнеслись к процессу родов: не заинтересовал их сразу и новорожденный детеныш (Lippold, 1974). Лишь неделю спустя самка-мать и детеныш оказались в фокусе внимания членов группы. У гверец Colobus guereza самки, а в ряде случаев и самцы проявляют живой интерес к детенышу с первого момента его появления на свет. И матери не только позволяют трогать новорожденного, но и дают другим особям его поносить.

Широконосые обезьяны. У цебид ревунов роды происходят в присутствии самца и старших детенышей (Merritt, 1980). У Callicebus moloch с первых мгновений появления детенышей на свет самец берет их на руки, носит и проявляет все больше заботы о них со временем (Welker, Schafer-Witt, 1987). Аналогичное поведение самца-отца отмечено у мармазеток и тамаринов (Shively, Mitchell, 1986). У видов широконосых обезьян, живущих

новорожденного детеныша. К сожалению, данные, описывающие появление детеныша в естественных условиях, пока фрагментарны. Это связано с объективными сложностями наблюдения и установления отношений родства между членами группы на основе одних этологических данных. Вполне возможно, что положение будет хотя бы частично исправлено благодаря молекулярным методам опознавания родственников на основе сопоставления минисателлитной ДНК (Burke, Bruford, 1987). Этот же метод позволит сделать более точные выводы относительно отцовства в группах у приматов. Сложности наблюдений за процессом родов в природе определяются и тем обстоятельством, что роды часто приходятся на ночное время, роженицы чутко реагируют на присутствие постороннего.

Рассмотрим вкратце основные модели поведения других членов группы на роды и новорожденного у представителей основных крупных таксонов обезьян, описанные в неволе и в естественных условиях.

Церкопитековые. У большинства видов церкопитековых за родами наблюдают другие члены группы. Как правило, рядом с роженицей держатся те из них, которые и в обычное время предпочитают находиться по соседству, вступают с ней в разнообразные дружелюбные контакты. Наши наблюдения за родами у самки в группе макаков яванских (пос. Тамыш, 1988) показали, что другие члены группы не проявляли признаков волнения, страха или агрессии в ответ на действия роженицы, которая то сидела, опираясь о бок других особей, то отходила и сидела изолированно. Дружественные ей взрослые самки и подростки подсаживались и начинали груминговать эту особь. За время наших наблюдений взрослый самец из этой группы яванских макаков не проявлял никакого интереса к действиям самки. По данным других авторов, однако, известно, что взрослые самцы в группах у мартышек, макаков и павианов иногда проявляют в отношении рожающих самок сексуальное поведение; отмечены также случаи полового возбуждения у взрослых самок при виде родов (Shively, Mitchell, 1986). У гусаров, как правило, вся группа наблюдает за протеканием родов, при этом отмечается отчетливое стремление самой роженицы держаться рядом с другими особями в период родов и сразу после них (Chism et al., 1978).

Степень контакта других животных с новорожденными во многом зависела от терпимости матери и варьировала на межгрупповом и межвидовом уровнях. По данным С. Гоузоулес (Gouzoulis, 1984), в группе бурых макаков мать с новорожденным непосредственно после родов избегала приближения взрослого самца, но терпела присутствие самца-подростка, собственного сына, и неродственного детеныша-самца, разрешая последним даже прикасаться к детенышу. Контакты старших самок-сиблингов с новорожденными отмечены другими авторами (Trollope, Blurton-Jones, 1975). Наши собственные наблюдения также свидетельствуют о том, что контакты с новорожденными детенышами

в группах у макаков резусов, яванских и бурых в первую очередь сводились к взаимодействиям с близкими родственниками матери. Контакты с неродственными особями во многом зависели от социального статуса самки-матери и от ее индивидуальных привязанностей. Низкоранговые самки в группах у макаков убегали при приближении самца и других неродственных особей. Такое выраженное избегание продолжалось первые несколько дней после родов. Высокоранговые самки более терпимо относились к приближению самца и позволяли ему взглянуть на детеныша и даже прикоснуться. Взрослые самцы в группах бурых макаков чаще допускались к новорожденным, чем в группах у яванских макаков и резусов. Эти различия, возможно, носят видоспецифический характер и связаны типичной для бурых макаков значительной терпимостью самцов к детенышам и высокой частотой их взаимодействий с детенышами самого разного возраста. Самцы бурых макаков много времени проводят, играя с детенышами и подростками, и крайне редко проявляют агрессию в направлении этой категории особей. У гусаров мать не разрешает взрослым особям прикасаться к детенышу в первые недели его жизни (Chism et al., 1978). Следует сказать, что у макаков и павианов, а также у мартышек и гусаров лактирующие самки повышаются в социальном ранге. Им оказывают больше дружелюбных «жестов внимания», чаще грумингуют, другие члены группы стремятся провести рядом с ними больше времени. Меняется их пространственное положение. Лактирующие самки держатся ближе к центру группы, рядом с самцом-лидером, у макаков и павианов.

Тонкотелые обезьяны. Роды у лангуров в естественных условиях наблюдал Оппенгеймер (Oppenheimer, 1976). Он описывает, как за роженицей внимательно следили две взрослые самки (к сожалению, степень родства между этими особями была неизвестна) — вначале издалека, сидя на дереве, затем спустились на землю и сели рядом с рожающей особью. Представители другого вида лангуров — P. nemaeus, напротив, совершенно индифферентно отнеслись к процессу родов: не заинтересовал их сразу и новорожденный детеныш (Lippold, 1974). Лишь неделю спустя самка-мать и детеныш оказались в фокусе внимания членов группы. У гверец Colobus guereza самки, а в ряде случаев и самцы проявляют живой интерес к детенышу с первого момента его появления на свет. И матери не только позволяют трогать новорожденного, но и дают другим особям его поносить.

Широконосые обезьяны. У цебид ревунов роды происходят в присутствии самца и старших детенышей (Merritt, 1980). У Callicebus moloch с первых мгновений появления детенышей на свет самец берет их на руки, носит и проявляет все больше заботы о них со временем (Welker, Schafer-Witt, 1987). Аналогичное поведение самца-отца отмечено у мармазеток и тамаринов (Shively, Mitchell, 1986). У видов широконосых обезьян, живущих

семейными группами, забота самца о детенышах играет столь же важную роль для их выживания, как и забота самки.

Антропоиды. Наблюдения за группами шимпанзе в естественных условиях показали, что рядом с самкой-роженицей всегда находится ее старший детеныш независимо от его пола. Он же, как правило, и первый после самки-матери прикасается к новорожденному (Goodall, Athumani, 1980). Те же авторы показывают, что в период родов некоторые члены группы предпочитают находиться на близком расстоянии от роженицы, внимательно за ней наблюдая. Так же как и в группе шимпанзе, у горил за родами наблюдают другие особи. В момент родов, по описанию С. Долешел (Doleshal, 1986), рядом находился самец, а остальные члены группы держались на некоторой дистанции. После родов самец отошел от самки с новорожденным. Первые контакты с детенышем произошли уже через 6 мин. после его появления на свет, но были избирательно связаны только с одной самкой, которую «терпела» возле себя мать детеныша. Контакты с детенышем со стороны остальных членов группы были отмечены уже на второй день его жизни (Doleshal, 1986).

У орангутанов, ведущих преимущественно одиночный образ жизни, взрослые особи практически никогда не присутствуют при родах (Shively, Mitchell, 1986). В неволе же наблюдали реакцию взрослых самцов на роды. В одном случае вид рожающей самки вызвал половое возбуждение у самца и он пытался с нею спариться, в другом — самец оказывал помощь, вытягивая детеныша из родовых путей самки (Ullrich, 1970).

Таким образом, данные относительно реакции других особей на роды и появление новорожденного детеныша во многом зависят от характерного для каждого вида обезьян типа социальной организации. У видов, ведущих семейный образ жизни, роды происходят в присутствии самца-отца и старших детенышей. У видов, живущих мультисамцовыми и односамцовыми группами, рожающая самка, как правило, предпочитает держаться рядом с родственными особями и старшими детенышами. Сразу после родов самка и ее новорожденный становятся объектом всеобщего внимания и интереса, она оказывается в более привилегированном положении и держится ближе к самцу, самец в свою очередь чаще ее защищает и грумингует (Nadler, 1986). Такая стратегия объяснима с позиций группового отбора, так как позволяет обеспечить максимальную безопасность для потомства, создает благоприятные условия для получения достаточного количества пищевых ресурсов и устраняет вероятность социального стресса в направлении низкоранговых самок.

Ранний опыт общения детеныша в условиях группы с родственными по материнской линии особями, а также с «подругами» матери способствует установлению избирательных взаимоотношений самого детеныша по достижению половой зрелости и играет важную роль в определении его будущего социального статуса в группе. Реакция членов группы на роды во многом зависит от предыдущего индивидуального опыта особей.

Наблюдения за поведением обезьян в момент родов самки — члена группы и непосредственно после родов позволяют предположить определенную модель поведения ранних гоминид в аналогичных ситуациях. Прежде всего можно предполагать, что роды проходили в контакте с близкими родственниками самки, которые своим присутствием предотвращали у роженицы состояние тревоги и страха, а возможно, и оказывали ей практическую помощь, аналогично случаю, описанному у орангутанов в неволе. Вступая в контакт с новорожденным, родственные особи реализовали те же механизмы, направленные на запоминание и последующее устойчивое избирательное дружелюбное общение, которые отчетливо прослеживаются и у других приматов.

УЧАСТИЕ САМЦА И ДРУГИХ ЧЛЕНОВ ГРУППЫ В ВОСПИТАНИИ И ЗАБОТЕ О ДЕТЕНЫШАХ И ЕГО СВЯЗЬ С ТИПОМ ОРГАНИЗАЦИИ СООБЩЕСТВ У ПРИМАТОВ

Вопрос о существовании связей между особями по отцовской линии и избирательности взаимоотношений между самцами и детенышами, сиблингами по отцу, в настоящее время привлекает внимание исследователей, обсуждающих проблемы опознавания родственников у приматов и роли родственных связей как определяющего фактора в выборе объектов поддержки, помощи и дружелюбных взаимодействий. Однако ответ на этот вопрос невозможно получить, не решив предварительно, какие факторы играют решающую роль в определении родительского вклада со стороны самцов.

В настоящее время однозначного ответа на этот вопрос не существует. Но возможны гипотетические модели, основанные на анализе социоэкологических параметров разных видов приматов, проявляющих отцовскую заботу, и видов, для которых роль самца-отца в воспитании детенышей минимальна. В эволюции родительского вклада со стороны самцов у всех млекопитающих прослеживается ряд общих закономерностей (Kurland, Gaulin, 1984). Например, длительный период вскармливания ассоциируется с длительной усиленной заботой со стороны кормящего пола, а укороченный период — с заботой со стороны обоих родителей. Существует тенденция зависимости родительской заботы от размеров животных: у крупных по размерам тела видов, как правило, о детенышах заботится один родитель (чаще самка), а забота со стороны обоих родителей характерна для мелких видов. Значительное влияние на стратегию воспитания детенышей оказывают пищевые ресурсы и пищедобывательные стратегии: обилие пищи, низкое ее качество и простые пищедобывательные стратегии по отдельности

и в комплексе сочетаются с заботой со стороны только одного родителя, наоборот, низкий уровень пищевых запасов, их высокое качество и сложность пищевых стратегий способствуют проявлению заботы со стороны обоих родителей.

Все перечисленные закономерности не соответствуют действительности у ряда видов приматов, например у павианов гамадрилов и горилл, особенно у последних. Самцы — лидеры групп у этих видов постоянно защищают детенышей, много времени проводят в тактильных контактах с ними (грумингуя, обнимая, нося на руках), много играют. Для самцов этих видов характерна исключительная терпимость по отношению к детенышам младшего возраста.

Забота со стороны обоих родителей обычно ассоциируется с тактикой территориальной защиты ресурсов. Примечательно, что по мнению Дж. Курланда и С. Гаулина (Kurland, Gaulin, 1984), половой диморфизм в поведении, физиологии и морфологии является следствием различий в репродуктивном успехе у особей противоположного пола, выражающемся в числе спариваний, и не связан с долей родительского вклада в воспитание детенышей.

В то же время степень выраженности полового диморфизма у приматов не находится в прямой взаимосвязи с характером соревнования особей одного пола (обычно самцов) за завоевание права на спаривание с максимально бóльшим числом половых партнеров в сезон размножения. Защита от хищников может являться фактором, оказывающим непосредственное влияние на степень полового диморфизма (Rowell, Chism, 1986).

Одним из важнейших социоэкологических факторов, определяющих роль отца в заботе о детенышах, — тип социальной организации вида, демографические параметры (возрастно-половой состав групп), общие размеры группы, продолжительность пребывания особей разных категорий в пределах одной и той же группы. Важную роль играют обстоятельства, позволяющие определить реальную вероятность отцовства в отношении конкретного детеныша. Как правило, самцы заботятся о детенышах у видов, живущих моногамными парами либо группами, состоящими из самки, нескольких взрослых самцов и детенышей данной самки и практикующими полиандрию (гиббоны, каллитрициды).

В последнее время получены также сведения относительно существенной роли самцов в заботе о детенышах в мультисамцовых группах. Так, например, Э. Кедди и Л. Хорн (Keddy, Horn, 1986) отмечают, что частые взаимодействия самцов с детенышами — распространенное явление в группах зеленых мартышек. У самцов этого вида имеется значительная потенциальная способность к родительской заботе. Кроме того, самцы-доминанты «используют» детенышей для манипулирования поведением самок, а подчиненные самцы — в качестве «буферов агрессии». До последнего времени считалось также, что однозначно можно

судить относительно отцовства в односамцовых группах, поскольку в этом случае лишь один взрослый самец постоянно находится в группе. Однако данные, полученные рядом авторов в естественных условиях при изучении полового поведения у церкопитековых, показали, что в период размножения в группах мартышек происходят структурные изменения, к ним часто присоединяются сразу несколько взрослых самцов, которые и являются отцами многих детенышей в группе (Rowell, Chism, 1986; Rowell, 1984). Односамцовая структура группы, таким образом, не соответствует гаремной системе спаривания. В условиях моногамных пар вопрос об отцовстве решается однозначно и узнавание собственных детенышей самцом не играет существенной роли. Аналогичные доводы относительно отсутствия механизмов опознавания самцом собственных детенышей приводили раньше и в отношении односамцовых групп (за исключением случаев смены лидера самцом-чужаком, см. далее). В свете данных, полученных Т. Ровелл, приходится, однако, признать, что в случае односамцовой группы отсутствие механизмов опознавания собственных детенышей самцами обеспечивает равную вероятность защиты всех детенышей группы и заботы о них со стороны самца-лидера.

Исключительно важная роль самца в заботе о детенышах и их воспитании характерна для представителей широконосых обезьян, особенно для тамаринов и мармазеток. У первых существует несколько вариантов структуры групп: могут встречаться моногамные пары, полиандрические группы и мультисамцовые (Goldizen, Terborgh, 1986). Особенностью тамаринов является то, что в отличие от многих других видов приматов у них часто рождаются двойни. Мать оказывается не в состоянии прокормиться сама и выкормить обоих детенышей без посторонней помощи. Заботятся о детенышах у тамаринов обычно все члены группы: они носят детенышей, делятся с ними пищей, но все же основную роль в этом играет самец. Между самкой и самцом у Aotus trivirgatus и Callicebus moloch существует распределение функций: когда самка-мать занята кормежкой, отец не только носит и охраняет детенышей, но еще и играет с ними четыре-пять раз в день по 5—20 минут (Wright, 1984).

Структура группы у тамаринов часто зависит от наличия достаточного количества потенциальных помощников. Замечено, что если в группе уже есть взрослые детеныши и подростки, то, как правило, в этом случае присутствует всего один взрослый размножающийся самец. Если же в группе нет достаточного количества родственных молодых особей, то обычно присутствуют еще несколько взрослых непосредственных самцов-помощников и репродукция носит полиандрический характер (Wilson, Goldizen, 1987). Аналогичное поведение отмечено и у мармазеток.

По мнению Э. Голдизена (Goldizen, 1987), помощь со стороны взрослых сиблингов в высшей степени адаптивна. Такое

поведение эволюционировало потому, что удовлетворяло интересы всех вовлеченных в него участников. Помощь взрослых сиблингов можно рассматривать как комбинацию непотизма (альтруистического поведения, направленного на родственных особей) и непосредственной «выгоды» для себя, связанной с приобретением опыта заботы о детях.

Последнее обстоятельство особенно важно, учитывая большую роль экстрагенетической информации в освоении различных важных поведенческих навыков.

Справедливости ради следует отметить, что роль раннего опыта в формировании родительского поведения важна не только у приматов, но и у других млекопитающих, в частности грызунов. Проведя эксперимент с двумя видами полевок — прерийной и пенсильванской, существенно различающихся по проявлениям родительского поведения (у пенсильванской полевки только самка проявляет родительское поведение, а у прерийной в заботе о детенышах принимают активное участие самцы и самки), Б. Мак Гире обнаружила, что самцы пенсильванской полевки, выращенные приемными родителями — прерийными полевками, начинали активно заботиться о детенышах: строили совместное гнездо, значительную часть времени проводили в контакте с ними, чистили их (McGuire, 1988). Наличие системы помощников у каллитрицид порой рассматривают в свете модели «экологических ограничений». Модель устанавливает четыре основных причины, по которым взрослые отпрыски у кооперативных видов могут иметь низкие шансы на размножение: 1. Высокий риск дисперсии; 2. Низкая вероятность нахождения свободной территории; 3. Низкая вероятность нахождения полового партнера; 4. Низкая вероятность репродукции.

Выраженная забота о детенышах со стороны отца отмечена у гиббонов. Так, по нашим данным, детеныш белорукого гиббона не только проводил значительную часть времени, играя с отцом и получая от него чистку, но и спокойно брал еду прямо из рук самца, а иногда и просто бесцеремонно выхватывал лакомый кусок (Бутовская и др., 1988). Итак, совершенно очевидно, что у видов, живущих малыми семейными группами (гиббоны), а также у видов, где помимо пары самец—самка, имеется по крайней мере еще один взрослый самец (калантрициды), оба родителя, а также самцы-помощники играют чрезвычайно важную роль в воспитании и жизнеобеспечении детенышей.

В воспитании детенышей, однако, участвуют самцы не только у видов, практикующих моногамию и полиантрию, но и у промискуитетных и полигинных видов.

Вопрос о возможности опознавания собственных детенышей самцами у мультисамцовых видов остается открытым. Некоторые факты как будто свидетельствуют в пользу способности к опознаванию: В группе ревунов самцы направляли заботу в сторону своих наиболее вероятных отпрысков, адресуя вместе с тем агрессивное поведение неродственным детенышам. Часто

в литературе можно встретить утверждение, что у видов, живущих односамцовыми группами, самец, завоевав лидерство, убивает детенышей предыдущего лидера якобы для повышения собственного репродуктивного успеха (Walters, Seyfarth, 1987). Трактовка инфантицида в этом виде представляется достаточно спорной. Однако совершенно ясно, что взаимоотношения самцов с детенышами, будь то в односамцовой или в мультисамцовой группе, носят выраженный избирательный характер. По нашим данным, взрослые самцы макаков и павианов предпочитают проводить время в обществе одного или нескольких детенышей, в конфликтах всегда принимают их сторону, более терпимы к их «проделкам». В одной из групп бурых макаков самец проявлял избирательную привязанность к детенышам самки, с которой поддерживал наиболее выраженные дружелюбные контакты, в другой — молодой самец нянчил, заботился и защищал самочку-подростка (Бутовская, Ладыгина, 1991). В группе макаков резусов самец-лидер вообще бóльшую часть времени проводил в обществе одного и того же подростка и почти не общался с другими членами группы. В группе макаков яванских самец предпочтительно взаимодействовал с детенышами трех высокоранговых самок, рядом с которыми постоянно проводил большую часть времени. Наши данные по макакам резусам и бурым (пос. Тамыш, 1986, 1987), а также данные других авторов, полученные при исследовании мангобеев и бурых макаков, свидетельствуют о том, что чаще всего контактирует с детенышами второй по рангу самец (Busse, Gordon, 1984). Возможно, для самцов этого статуса характерна социальная роль воспитателя, тогда как самец — лидер группы концентрирует основные усилия на контроле за поддержанием порядка в группе. Избирательное взаимодействие самцов с определенными детенышами в мультисамцовых группах отмечено и другими авторами (Walters, Seyfarth, 1987). Как и в наших наблюдениях, чаще всего отмечается корреляция такой избирательности скорее с длительностью и интенсивностью социальной связи самца с матерью детеныша, нежели с сексуальными отношениями партнеров. Следовательно, в основе дифференциальной связи между самцом и детенышем у макаков и павианов часто лежат существовавшие ранее социальные связи матери и самца, а не высокая вероятность генетического отцовства.

Правда, не всегда предшествующие социальные связи самца с матерью детеныша определяют выбор самца, о чем свидетельствуют данные К. Бассе и Т. Гордона (Busse, Gordon, 1984), полученные при исследовании группы мангобеев. Возможно, такая избирательность самцов способствует установлению прочных связей между особями разных поколений.

Существенную роль в идентификации детенышей со стороны самцов играют, очевидно, ольфакторные и визуальные метки: не случайно самец, да и все другие особи группы, начиная знакомство с детенышами, первым делом обнюхивают и ощупывают их

аногенитальную область, а также внимательно их рассматривают. Однако идентификация эта связана скорее с запечатлением образа конкретного детеныша, нежели со сличением признаков сходства детеныша с матерью или (что еще менее вероятно) с собственными признаками самца.

Когда мать начинает отпускать от себя детеныша на некоторое расстояние, можно заметить активные двусторонние тенденции к контакту между самцом и детенышем. Детеныш активно ищет взаимодействия с самцом: подбегает, старается залезть на руки, подставляется. В этот период самцы в высшей мере терпимо относятся к действиям детенышей, грумингуют, обнимают их, играют с ними. Однако уже в подростковый период — пять-шесть месяцев у макаков и павианов,— самец начинает чаще использовать в игре с детенышами элементы агрессивного поведения, наказывая за непослушание и «неуважительное» обращение.

Отношения между детенышами и взрослыми самцами группы в разные периоды онтогенеза подробно исследованы у шимпанзе (Davis, 1984). В первые месяцы жизни детеныша контакты носят эпизодический и кратковременный характер, и лишь во второй половине первого года жизни самки-матери позволяют самцам больше общаться с детенышами: касаться, обнимать, груминговать, носить, защищать. В это время самцы исключительно терпимо относятся к вмешательству детенышей в различные сферы активности самцов (в том числе пищевую и сексуальную) (Goodall, 1968). Однако уже во второй половине второго года жизни аналогично тому, что наблюдается у макаков во второй половине первого года жизни, самцы становятся менее терпимы к детенышам, наказывают их за вмешательство в спаривание. В этот период детеныш учится определять, когда можно подходить к самцу, когда следует избегать контакта с ним, по набору элементов, направляемому самцом в сторону детеныша (Davis, 1984). В конце второго года жизни детеныши шимпанзе прекращают, подбегая, обниматься с самцом, их взаимодействия принимают характер типичного для особей группы общения: груминга, приветствий, агрессивно-подчиненных взаимодействий. Лишь изредка самцы играют с детенышами-трехлетками и все еще продолжают защищать их от опасности. Существенную роль в обучении и социализации детенышей играют и серебристоспинные самцы в группах горилл (Harcourt, 1979). Поиски социальных контактов носят у самцов и детенышей шимпанзе и горилл обоюдный характер. Основные типы взаимодействий во многом сходны у шимпанзе и макаков. Агрессия в направлении детенышей из собственной группы, как правило, отсутствует. Сходными оказываются и некоторые детали поведения при общении: детеныши шимпанзе, демонстрируя подчинение самцу и прося его покровительства, протягивали свою руку в рот самцу для ритуального прикусывания — совершенно так же, как это делали подростки в группах у бурых макаков. Важным этапом

социализации у подростков являются и активные попытки «исследовательской агрессии» в направлении взрослых членов группы, в том числе и самцов, описанные у шимпанзе (Adang, 1985). Совершенно аналогичное поведение можно отметить у макаков в возрасте четырех-шести месяцев.

Значение самцов для выживания детенышей в мультисамцовых группах (у макаков, шимпанзе и др.) становится более понятным в настоящее время благодаря усилиям многих исследователей. Проясняется также и определенная закономерность связи между проявлениями заботы о детенышах со стороны самцов и факторами родства в мультисамцовых группах. Существенную роль в этом плане сыграли Дж. Кестер и Э. Пауль (Kuester, Paul, 1986), исследовавшие поведение взрослых самцов в группе барбарийских макаков, направленное на детенышей в возрасте от рождения до 12 недель. Оказалось, что взрослые самцы и самцы-подростки практически все устанавливали контакты хотя бы с одним детенышем. Из 36 детенышей, имеющихся в группе, $^{2}/_{3}$ контактировали с самцами. Этими исследователями не было отмечено предпочтение в проявлении и заботе со стороны самцов в направлении близкородственных детенышей. Не оказывали влияние на связи самцов предпочтительные сексуальные контакты с самками-матерями в предшествующий сезон размножения. Не отмечено также предпочтение в выборе детенышей из собственной матрилинии в качестве объекта заботы.

Вместе с тем самцы барбарийских макаков, несомненно, опознают детенышей из собственных матрилиний. Об этом свидетельствуют отчетливая избирательность в выборе в качестве объекта поддержки детенышей сиблингов и кузенов в конфликтных ситуациях, а также большая терпимость самцов к присутствию таких детенышей.

Таким образом, в мультисамцовых группах у макаков матрилинейные связи играют существенную роль в определении характера взаимоотношений между взрослыми самцами и детенышами. Связи самцов с детенышами, родственными по материнской линии, по-видимому, способствуют выживанию детенышей и обеспечивают их будущее социальное положение в группе (Kuester, Paul, 1986). Те же исследователи считают, что забота о детенышах (направленная в основном, как было выявлено, на неродственных особей, и помощь, направленная на детенышей, родственных по материнской линии, представляют собой явления, принципиально различные: в первом случае «выгоду» получают самцы, во втором — детеныши. Различия в том, что «нянченье» детенышей самцами заключается в длительном их «присвоении» — переносе, груминге, игре, держании на груди — и может происходить против воли самки-матери. Оно часто ведет к голоданию, а иногда даже к смерти маленьких детенышей. Поддержка же в конфликтных ситуациях лишь повышает безопасность детеныша и никогда не сказывается отрицательно на его физическом состоянии. Вместе с тем у других видов макаков —

резусов, бурых и яванских, по нашим данным, значительная часть контактов детенышей с самцами инициируется, как правило, детенышами. Этот факт свидетельствует против представлений Дж. Кестера и Э. Пауля относительно исключительной «выгоды» самца, практикующего «няньченье» детенышей, и вреда такого поведения для самих детенышей. Молодые особи также извлекают пользу из подобных контактов, так как у них развиваются навыки социального общения с самцами. Особенно это важно для детенышей мужского пола, ибо позволяет лучше усваивать с раннего возраста характерные для самцов стратегии поведения, способствует их большему успеху по достижению половой зрелости.

Данные, полученные другими авторами, свидетельствуют об определенной зависимости между социальным статусом самца и частотой его взаимодействия с детенышами (Vessey, 1984). В группе свободно живущих макаков резусов самцы более высокого ранга чаще контактировали с детенышами, практически всегда вмешивались в ссоры на стороне детенышей низкоранговых самок, защищая их от нападения высокоранговых самок. Анализ взаимоотношений самца с детенышами и подростками в группе макаков резусов показал, что именно подростки являлись инициаторами частой пространственной близости. По мнению автора они выигрывают от такой стратегии, так как получают доступ к пищевым ресурсам в непосредственной близости от самца, а также его защиту. В отличие от барбарийских макаков поведение самцов в группе макаков резусов невозможно было бы трактовать с позиций какой-либо «выгоды» для самцов. Их поведение нельзя объяснить как использование детеныша в качестве буфера агрессии или способа получения предпочтительного доступа к самке-матери, так как речь идет в основном о самцах высокого ранга. В группе резусов известен случай усыновления шестимесячного детеныша-самочки взрослым самцом среднего ранга после смерти ее матери. Д. Майкл и С. Вессей (Maikle, Vessey, 1981; Vessey, 1984) находят, с нашей точки зрения, единственное логичное объяснение данному феномену: поскольку ранг самцов макаков резусов тесно скоррелирован с длительностью их пребывания в группе, то, следовательно, высокоранговые самцы потенциально более вероятные отцы детенышей. Такой опосредованный механизм условной отцовской заботы является, по всей видимости, своеобразной компенсирующей стратегией, связанной с отсутствием механизмов опознавания детенышей по отцовской линии в мультисамцовых группах у многих видов приматов, характеризующихся достаточно высоким уровнем инбридинга или практикующих оптимальный аутбридинг.

Таким образом, самцы в группах у приматов с любой социальной структурой играют, несомненно, существенную роль в защите детенышей и их воспитании. Полноценное развитие социальных и репродуктивных навыков в онтогенезе у детенышей невозможно без участия самцов. Социальное стимулирование

детенышей со стороны самцов позволяет первым четче определить свое место в социальной структуре группы, а также уяснить социальное положение других членов группы по отношению к взрослому самцу (Davis, 1984).

Подводя итоги, следует также сказать, что степень заботы о детенышах со стороны самцов во многом зависит от типа социальной структуры группы, системы спаривания, скорости размножения и продолжительности жизни особей данного вида. Вероятность отцовства высока (практически равна 100%) в условиях моногамных пар — и именно здесь самцы проявляют максимум заботы о потомстве. Вместе с тем в случае моногамных пар самцы автоматически становятся единственными взрослыми особями, помимо самой самки-матери и подросших сиблингов, способными защищать детенышей и оказывать помощь в их воспитании.

В мультисамцовых группах вероятность отцовства весьма проблематична, а надежных врожденных механизмов опознавания генетически родственных детенышей отцом, по-видимому, не существует. Избирательность в оказании помощи, поддержки, терпимость к присутствию детенышей и общая высокая частота дружелюбных контактов с определенным детенышем во многом связаны с длительностью связей самца с самкой матерью детеныша. При этом самец может являться родственником матери детеныша или действительным отцом. Но не исключен также вариант, при котором самец неродствен данному детенышу. Устанавливая с ним контакты, самец, однако, как это часто бывает в сообществах шимпанзе, получает больше шансов на сексуальные контакты с матерью детеныша в будущем. У промискуитетных видов родственники по отцовской линии скорее всего не опознаются (Gouzoulis, 1984).

УСЫНОВЛЕНИЕ ДЕТЕНЫШЕЙ В ГРУППАХ У ПРИМАТОВ НЕРОДСТВЕННЫМИ ОСОБЯМИ

Хотя обычно основную заботу о детях проявляют близкие по материнской линии особи или самцы — потенциальные отцы детенышей, но все же существуют и факты заботы и даже усыновления неродственных детенышей в группах у приматов. Усыновление новорожденных отличается тем обстоятельством, что они в значительной мере привлекательны для взрослых самок, а усыновление старших детенышей — процесс более постепенный, основанный на длинной цепочке взаимодействий между приемным детенышем и усыновительницей. Случаи усыновления отмечаются как в неволе, так и в природной среде (рис. 6). По данным Д. Смита (Smith, 1986), проанализировавшего факты усыновления детенышей в группе макаков резусов Калифорнийского приматологического центра, из 32 случаев усыновления неродственных детенышей в возрасте первых двух недель 23 случая завершились успехом. Усыновление детеныша (новорожденного) отмечали в неволе и в группе тонкинских макаков (Thierry,



Рис. 6. Молодая самка-резус, не имеющая собственного детеныша, часто отбирала младенца у более низкоранговой самки группы, носила его, чистила, присматривала за ним и защищала от опасностей

Herrenschmidt, 1985). Приемная мать кормила грудью этого детеныша наравне со своим собственным. А настоящая мать не препятствовала заботе со стороны чужой самки, хотя и находилась в той же группе. Правда, у последней не было собственного молока, и, следовательно, она не могла бы выкормить новорожденного. Несмотря на отсутствие контактов при кормлении, настоящая мать детеныша все же, по-видимому, воспринимала его как своего и держала в поле зрения. Через две недели она забрала детеныша у самки-кормилицы, и та не препятствовала этому (Thierry, Herrenschmidt, 1985). Нами также отмечен случай спонтанного усыновления новорожденного детеныша в группе павианов анубисов (пос. Тамыш, 1986). Аналогично ситуации в группе тонкинских макаков, самка-мать здесь тоже присутствовала в группе и у нее не было молока, а приемная родительница кормила и собственного новорожденного детеныша, и приемыша. В случае с павианами самка-мать имела значительно более низкий социальный статус, чем усыновительница, и не пыталась отобрать детеныша. Приемная мать одинаково заботливо ухаживала за обоими малышами, защищала в равной мере обоих в конфликтных ситуациях, когда детеныши подросли и стали много времени проводить в компании сверстников. При любой опасности оба детеныша всегда бросались к этой самке и прятались за ее спиной или под животом. В случае с павианами анубисами приемный детеныш не опознавал свою собственную мать и не стремился к контактам с нею. Временную заботу о детенышах на период болезни матери отмечали японские приматологи и в популяции шимпанзе в Махале (Танзания): две нерожавшие молодые самки заботились о неродственном детеныше в возрасте 2,4 месяца.

Известны даже случаи межвидовой заботы о детенышах. Ф. Бартон и Л. Чен (Barton, Chan, 1987), наблюдая за смешанной группой, состоящей из макаков резусов, яванских и тибетских, а также гибридов резусов с яванцами, обнаружили, что две самки тибетского макака неоднократно нянчили трех детенышей яванского макака в то время, когда их матери кормились.

Факты заботы о детенышах со стороны неродственных членов группы у приматов не укладываются в рамки гипотезы альтруизма на основе родственного отбора и повышения тем самым итоговой приспособленности альтруиста. Они могут быть проявлением группового отбора, направленного на взаимную поддержку членов группы и обеспечение устойчивости данной социальной структуры.

Не исключено, что, выращивая чужих детенышей, самки, прежде всего молодые, увеличивают таким образом число будущих устойчивых партнеров-помощников. Получают дополнительное число «родственников» по материнской линии и потомки самок-усыновителей. Забота других членов группы о детенышах имеет особо важное значение у видов, характеризующихся К-репродуктивной стратегией и длительным периодом зависимости детеныша от матери (Wilson, 1975), в частности у антропоидов. Забота со стороны неродственных членов группы о детенышах — наглядный пример существования отчетливо выраженных биологических предпосылок развития истинного человеческого альтруизма, позволяет предположить существование аналогичного явления в популяциях гоминид: в случае гибели или болезни матери заботу о детеныше могли брать на себя не только родственные по материнской линии особи, но и подруги матери, а также молодые еще не рожавшие самки. Забота о детенышах умерших и заболевших самок представляет собой компенсаторную уравновешивающую случаи инфантицида стратегию. Такое поведение могло быть характерным в условиях стабильных, длительно существующих сообществ при благоприятной экологической ситуации и отсутствии острой конкуренции за продукты питания, тогда как инфантицидные стратегии, по-видимому, могли практиковаться в период серьезных внутригрупповых перестроек, а также во время голода. Характерно, что обе стратегии выступают как способ регуляции общей численности и соотношения возрастно-полового состава групп.

РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ И ИЗБЕГАНИЕ ИНБРИДИНГА У ПРИМАТОВ

У представителей отряда приматов существуют достаточно развитые этологические механизмы, обеспечивающие избегание инцеста в группах. Явление это сложное и многофункциональное

и может рассматриваться как способ расширения круга партнеров по социосексуальным связям. Большая или меньшая степень избегания инбридинга у приматов во многом зависит от комплекса причин: конкретных экологических условий, типа социальной организации, сложившихся в данный момент времени обстоятельств. Механизмы избегания инбридинга действуют, по-видимому, с различной интенсивностью у разных видов. В целом большинство видов приматов считаются относительно аутбредными (Paul, Kuester, 1985). Это означает, что для особей этих видов характерно преимущественное избегание репродуктивных контактов между близкими родственниками ($x=0,5$) (Wilson, 1987).

Важнейшим механизмом, направленным на избегание скрещиваний между близкими родственниками, является дисперсия (Wade, 1979). Этот механизм основан на миграции из группы особей преимущественно какого-либо одного пола по достижению половой зрелости. Так, например, у макаков из группы уходят молодые половозрелые самцы, у шимпанзе, как правило, самки (Moore, 1984a). У горилл и павианов (Papio ursinus) в основном уходят самцы, однако переходы самок в другие группы также имеют место (Anderson, 1989; Pusey, 1980). У видов, живущих семейными группами (например, у гиббонов), молодые особи обоих полов покидают родительскую семью. Переходу в другую группу способствует изменение отношения со стороны взрослых особей к подрастающему животному своего пола. К примеру, у бурых макаков взрослые самцы терпимо относятся к присутствию и сексуальной активности молодых самцов в период их полового созревания (3,3 года) (Nienwenhujsen et al., 1988). Однако уже через год самцы-доминанты начинают вмешиваться во все их спаривания. Снижается и общая терпимость в направлении подросших самцов. Это явление может играть роль одного из механизмов, стимулирующих миграцию половозрелых самцов в другие группы. Следует сказать, что у многих видов взрослые особи определенного пола могут несколько раз в течение жизни менять группу.

Миграция самцов из группы в группу распространена среди мартышек, гусаров, макаков. Так, по данным Э. Пауль и Дж. Кестера (Paul, Kuester, 1985), в популяции свободно живущих барбарийских макаков происходят не только переходы самцов из родной группы, но и неоднократные последующие миграции из группы в группу. Несколько раз менять группу могут взрослые самки шимпанзе. Из одной односамцовой группы в другую переходят и самки павианов гамадрилов (Чалян, Мейшвили, 1989а).

Считается, что механизм дисперсии основан на избирательности отношений особей одного пола друг к другу, в основе которой лежит конкуренция особей одного пола за репродуктивный успех (Parker, 1979). Преимущественная миграция из группы самцов в этом случае является способом обеспечения более свободного доступа оставшихся в натальной группе самцов к максимально большему количеству самок. Репродуктивный успех самок связывают с их успешной беременностью и последующей выживаемостью детенышей. Такие объяснения характерны для представителей социобиологического направления и могут считаться справедливыми лишь при условии постоянной конкуренции между самцами за максимальное число оплодотворенных самок в естественных условиях. Положение это в настоящее время не может считаться очевидным. Даже у павианов гамадрилов, живущих односамцовыми группами, в размножении участвуют практически все взрослые самцы стада (Чалян, Мейшвили, 1989б). По данным тех же авторов, среднее число самок в гареме равнялось двум и редко превышало четыре-пять особей.

Проявлением действия механизма дисперсии, направленного на избегание инбридинга и чрезмерного повышения доли сходных генов в группе, служат также специфические способы деления исходной группы на дочерние, описанные у макаков (см. выше). Как правило, такая «родственно структурированная» миграция увеличивает генетическую дифференциацию локальных групп в пределах популяции (Rogers, 1986). Своеобразным способом предотвращения инбридинга, вероятно, следует считать и механизм подавления репродуктивных способностей у молодых, но уже способных к размножению самок, остающихся в качестве помощников в родительских группах у некоторых видов широконосых обезьян.

Еще одним механизмом избегания инбридинга, отчетливо развитым у приматов, является избегание спариваний между близкими родственниками, как правило, по материнской линии (Wade, 1979). Говоря о близких родственниках, имеют в виду пары: мать-сын, отец-дочь, сиблинги по линии матери (Sade, 1968). Отдельные исследователи утверждали даже, что связи между матерью и ее мужским потомством и между братьями и сестрами вообще не практикуются. Этому, по мнению П. Сейда, сделавшего такой вывод в результате своих наблюдений за популяцией макаков, препятствуют две причины: 1) уход части самцов, достигших половой зрелости, из своего стада в другие; 2) сохранение между матерью и ее взрослым потомством отношений мать — детеныш, что несовместимо с ролью половых партнеров (Sade, 1968). Основное количество сведений, подтверждающих это предположение, относится к представителям низших узконосых обезьян. Так, по данным Ф. Муррея и И. Смита (Murray, Smith, 1983), практическое отсутствие спариваний между матерью и взрослым сыном наблюдалось в клеточной группе бурых макаков. Объяснялось оно тем, что самка занимала доминирующее положение по отношению к своему сыну и различия в статусе ингибировали у него попытки к спариванию. Те же авторы отмечают и отсутствие спариваний между сиблингами по материнской линии. В последнем случае предполагается, что тесные контакты между особями в период социального развития

подавляют во взрослом состоянии половое влечение между ними (Murray, Smith, 1983). Аналогичные закономерности отмечены другими авторами для зеленых мартышек и барбарийских макаков (Paul, Kuester, 1985; Rodman, 1973). Характерно, что сексуальная привлекательность самок в исследованной П. Родманом группе зеленых мартышек находилась в прямой зависимости от степени родства между самцом и самкой и была достаточно предсказуема (Rodman, 1973).

Большую роль в соблюдении правил избегания инцеста у приматов играют хорошо развитые системы взаимного узнавания родственников по материнской линии на основе визуальных, ольфакторных и, возможно, звуковых меток. Сложнее обстоит дело с родственниками по линии отца: тем не менее, у некоторых видов обезьян выявлены формы поведения, уменьшающие возможность спаривания не только с матерью, а также между ее потомством, но и с отцом. Так, у гамадрилов молодые самцы из соседних гаремов уводят неполовозрелых самок в том возрасте, когда к ним еще не проявляют интереса их отцы. До достижения этими самками зрелости самцы заботятся о них, как это делали их матери. Такой увод исключает молодых самок из круга полового сближения их отца — главы гарема. Кроме того, последний приближает к себе одного из молодых самцов, делая его своим «учеником» и «наследником», и постепенно передает ему свой гарем, что также уменьшает вероятность спаривания главы гарема со своими дочерьми (Bishof, 1975).

В односамцовой группе не возникает особой необходимости и в развитых механизмах дифференцированного узнавания — все детеныши одного возраста в основном будут сиблингами по отцу. В этом случае запрет на спаривание с особями из одной возрастной группы — бывшими товарищами по игре является третьим механизмом предотвращения инцеста (Wade, 1979). В случае мультисамцовых групп ситуация существенно осложняется вследствие практического отсутствия специфических способов опознания отца детенышами и наоборот на основе внешних признаков. Известны все же случаи, например для японских макаков, когда отец проявлял постоянную заботу о дочери до четырехлетнего возраста, затем их дружелюбные контакты продолжались, но отец и дочь никогда не выбирали друг друга в качестве сексуальных партнеров (Alexander, 1970). По-видимому, важным условием ограничения спариваний по линии отец — дочь является их тесный контакт на протяжении всего периода социального развития детеныша-самки. Не случайно отмечается общая тенденция к ограничению спариваний отца с дочерью у видов, живущих односамцовыми и семейными группами.

Когда речь идет о процессах, связанных с предотвращением чрезмерного инбридинга, большинство исследователей (этологов, социобиологов) имеют в виду в основном запрет на сексуальные связи близких родственников. Сведения об избирательном избегании сексуальных контактов с кузенами и более дальними родственниками, приведенные для макаков, нуждаются в более детальном уточнении (Gouzoulis et al., 1982; Sade, 1968).

Преувеличены также представления и об абсолютной аутбредности большинства видов приматов (Wade, 1979). Спаривания между близкими родственниками встречаются у гиббонов в естественных условиях: в случае гибели одного из супругов половозрелый детеныш противоположного пола образует пару со своим родителем. У горилл отмечено спаривание молодого половозрелого самца, не покинувшего родную группу, с матерью (Stewart, Harcourt, 1987). Инцест наблюдался и в односамцовых группах павианов гамадрилов в условиях вольного содержания в Гумистинском заказнике: в сексуальные отношения вступали родные братья — сестры (Чалян, Мейшвили, 1989б). Правда, число таких случаев относительно мало: из 88 парных связей между самцом и самкой лишь в одном случае партнеры имели общих отца и мать, в двух — общую мать и в 18 — общего отца. Случай инцеста отмечен нами в группах у бурых макаков в неволе: в одной группе это была пара отец — дочь, в другой — родные брат и сестра (следует, однако, сказать, что в этих группах не было других половозрелых самцов). По данным Р. Фокса (Fox, 1975), самцы трех-пяти лет, оставшиеся в своем стаде у макаков (около $^1/_3$ самцов в этом возрасте уходят из своих стад и переходят в другие), спариваются преимущественно со своими матерями. Это спаривание приурочено к первому сезону половой активности самцов, оно не включает формы «ритуального» поведения, т. е. «ухаживание», обычно предшествующее спариванию, и является, по мнению Р. Фокса, как бы испытанием для самцов. По ряду причин зачатие при таком спаривании происходит редко, следовательно, спаривание в этом случае не носит репродуктивный характер и не представляет реальной опасности появления высокоинбредных особей в популяции.

Среди братьев и сестер у макаков спаривается не более 14% пар брат — сестра. Таким образом, несмотря на новые данные, по-прежнему верно, что спаривание между обезьянами, родственными по материнской линии, значительно менее вероятно, чем между неродственными животными (Fox, 1975).

Наличие отдельных случаев инцеста, как правило, связано с какими-либо экстремальными ситуациями и ни в коей мере не опровергает идею об универсальности тенденций к избеганию близкородственных сексуальных контактов у приматов, высказанную еще Д. Сейдом (Sade, 1968). В определенных условиях инцест может служить наиболее простым решением проблемы, связанной с поисками нового лидера. Например, в группе у горилл такое поведение сочеталось с отсутствием резких социальных перестроек, сохранением исходной групповой структуры. С точки зрения группы в целом такой вариант являлся наиболее энергетически выгодным, так как не требовал ломки сложившихся социальных отношений и освоения навыков общения с новым незнакомым лидером — пришельцем. Напомним, что

вероятность инцеста мать — сын в целом весьма незначительна, так как у антропоидов детеныши находятся в зависимости от матери в течение четырех и более лет, а затем продолжают постоянные контакты с ней. Так как самец начинает размножаться в возрасте 15 лет и более (Harcourt et al., 1980), а интервал между родами у самки составляет около четырех лет и длительность ее репродуктивного периода равна 25 годам (Nadler et al., 1986), получается: 1) даже если сын, вступивший с матерью в сексуальную связь, был ее первым детенышем, то он может при благоприятном раскладе теоретически явиться отцом не более двух-трех детенышей; 2) в естественных условиях число выживших детенышей одной самки колеблется от двух до пяти (Harcourt et al., 1980), следовательно, число выживших особей, рожденных путем инцеста, практически мизерно и не может оказать какого-либо отрицательного влияния на генофонд данной группы; при условии, что сын — новый лидер группы не являлся первым детенышем самки, шансы на оставление потомства парой мать — сын еще более снижаются, а вероятность выживания его становится мизерной.

Можно ли в настоящее время говорить о существовании общеэволюционных тенденций к развитию механизмов избегания инцеста у приматов? И являются ли табу инцеста в человеческих обществах продуктом естественного отбора? Эти вопросы активно обсуждаются представителями биологических и социальных дисциплин. Считается доказанным, что не только у приматов, но и у других млекопитающих существует ряд механизмов, препятствующих близкородственным спариваниям: это и экзогамия, связанная с уходом особей определенного пола по достижению половой зрелости из родной группы, и отсутствие полового влечения по направлению к особям, с которыми животные контактировали в период созревания (соответственно родственниками по материнской линии и особей сходной возрастной группы).

Каковы же характеристики индивидуумов, обладающих привлекательностью в сексуальном плане? На этот вопрос П. Бейтсон отвечает следующим образом: индивидуумы, наиболее привлекательные в сексуальном плане, должны отличаться от «товарищей» по играм, с которыми особи росли, но не слишком (Bateson, 1986). Родственные связи между сексуальными партнерами должны быть достаточны для обеспечения сохранности коадаптивных генных комплексов и в то же время не очень тесные, чтобы вызывать инбредную депрессию.

Сходные закономерности характерны и для человеческих обществ (Berghe, 1983). Сходство между брачными партнерами по целому ряду морфологических и психологических характеристик — весьма распространенное явление у человека (Taylor, 1988): анализ выборок супружеских пар у американцев, англичан и других представителей популяций Западной Европы выявил положительную связь между длиной рук, цветом волос, ростом,

весом супругов; сходство их личностных характеристик — положительная связь между экстраверсией и невротизмом у супругов; следует отметить высокую корелляцию (порядка 0,43) сходства умственных способностей у партнеров из исследованных брачных пар. При выборе партнера в человеческих популяциях существенную роль играют социальные характеристики: этническая принадлежность, религия, социоэкономический статус, классовая принадлежность (Taylor, 1988).

Имеются определенные этнографические данные (см. ниже), свидетельствующие, что человек унаследовал от своих животных предков биологические механизмы, не только затрудняющие близкородственное скрещивание, но фактически исключающие половые связи между теми, кто родился, рос и воспитывался вместе. По-видимому, не так уж не прав был Э. Вестермарк, когда утверждал, что для природы совместная жизнь в раннем детстве служит достаточным указанием на кровное родство. Ученый считал родственные браки вредными для вида. Объяснение страха перед инцестом он видел не в том, что ранние люди осознавали вред близкородственных браков, а в действии закона естественного отбора. Было время, когда браки между близкими родственниками не были запрещены, но те, кто не практиковал родственных браков, выжили, а другие деградировали и вымерли. Так развился инстинкт, препятствующий союзам с теми, с кем живешь, а это обычно кровные родственники. Конкретизируя эту мысль, Э. Вестермарк писал: «... нет никакого врожденного отвращения к браку с близкими родственниками. Что я считаю — так это то, что есть врожденное отвращение к половым связям между лицами, живущими вместе в тесной близости с ранней юности, и что, так как такие лица в большинстве случаев являются родственниками, это чувство выступает главным образом как страх половой связи между близкими родственниками».

По этнографическим данным, запрет инцеста определяется в первую очередь не степенью кровного родства, а совместным проживанием. Э. Вестермарк обращает, в частности, внимание на то, что у гренландцев, например, осуждается, если парень и девушка, которые выросли в одной семье, пожелают вступить в брак друг с другом (Westermarck, 1901).

То, о чем в начале века писал Э. Вестермарк, подтверждается результатами современных исследований.

На северном Тайване традиционно существуют две формы патрилокального брака: при одной брак заключается между людьми, достигшими половой зрелости, при второй обручаются дети, после чего невесту берут в семью будущего мужа и фактически будущие муж и жена до совершеннолетия воспитываются как брат и сестра. Принятая в семью девочка даже называет своего мужа старшим братом, так как он обычно старше ее, а он называет ее по имени, как и родную младшую сестру, если она есть. Исследование этих двух форм брака А. Вольфом показало, что при детском обручении и совместном проживании будущих

супругов брак значительно менее прочен, чем при первой форме: здесь чаще ссоры, измены, отсутствие интереса друг к другу, обращение мужей к услугам проституток, жалобы на скуку, разводы, возможно, меньше детность (Wolf, 1966).

Отсутствие полового интереса друг к другу у тех, кто вырос и воспитывался вместе, хотя и не связан родственными узами, показали исследования в различных кибуцах Израиля (Bettelheim, 1969).

Воспитание подрастающего поколения в кибуцах носит не семейный, а общинный характер. При этом не только дети, но и подростки разделены на группы не по полу, а только по возрасту, у мальчиков и девочек, юношей и девушек общие спальни, общий душ. До 12 лет, т. е. до полового созревания, эта система совместного воспитания не вызывает никаких затруднений. Примерно с 12 лет девочки стремятся не ходить в душ вместе с мальчиками, избегают показываться им обнаженными, появляется даже чувство антагонизма между девочками и мальчиками одной группы и в тот же период у девочек обычно пробуждается интерес к мальчикам из других групп. Став взрослыми, юноши и девушки, выросшие в одном коллективе, не вступают в браки или половые связи друг с другом, хотя это не запрещено юридически. По их словам, они чувствуют себя братьями и сестрами не потому, что считают себя кровными родственниками, а в смысле отсутствия полового интереса друг к другу.

По мнению А. Вольфа, даже не зная точных причин этого явления, можно сделать вывод: если близость в детстве уничтожает половое желание, у человечества не было необходимости специально устанавливать запрет инцеста. Этот запрет просто узаконил уже существовавшее положение, а раз так, то нет необходимости искать биологические или социальные причины его возникновения. Те выгоды, которые принесли запрет инцеста и экзогамия, по мнению А.Уолфа, были не причинами, а сопутствующими явлениями этих институтов (Wolf, 1966).

Что касается причин указанного факта, то С. Ламсден и Е. Вильсон (Lumsden, Wilson, 1981) предложили реконструкцию пути преобразования генетически обусловленной предрасположенности в социальную и возникновения табу инцеста между братом и сестрой. Модель эта встречает множество возражений со стороны антропологов и этнографов, по мнению которых подобный биологический подход не объясняет культурного разнообразия табу инцеста и что категории индивидов, с которыми запрещено вступать в половое сношение, лишь весьма приблизительно перекрываются с их генетическим родством.

Нам бы хотелось в этом объяснении обратить внимание на то, что отсутствие половых связей между совместно выросшими людьми автоматически приводит к экзогамии коллектива, будь то большая семья, локальная группа или род.

Древнейшие человеческие коллективы были, по-видимому, невелики по размерам, насчитывая в среднем 25—30 человек каждый. В связи с неразвитостью малой семьи и первобытным коллективизмом воспитание детей, вероятно, носило общественный характер. Во многом оно было таким и у наиболее отсталых этнографических групп тропической Америки и Австралии. Поэтому, на наш взгляд, есть основания предполагать, что те, кто родился в одном коллективе и рос вместе, также не проявляли полового тяготения друг к другу, как если бы они все были единоутробными братьями и сестрами, связи между которыми, как мы видели выше, очень ограниченны уже у обезьян. Иными словами, в праобщинах архантропов и общинах неандертальцев механизмы, затруднявшие инцест еще на биологическом уровне организации, действовали расширительно, предотвращая не только инцест, но и любые половые связи внутри праобщины, превращая ее тем самым в локально-экзогамный коллектив и облегчая его дальнейшее развитие уже под воздействием социальных факторов в родовую общину.

Вероятно, в течение довольно длительного времени (возможно, на протяжении всего среднего и даже части верхнего палеолита) сосуществовали коллективы, пытавшиеся установить внутренний мир только посредством ограничения и нормирования половой жизни в своей среде, и коллективы, которые уже в мустье от внутренних ограничений перешли к экзогамии. Первые вымерли, распались или были уничтожены, так как на них отрицательно действовали вредные последствия инбридинга. Это привело к утверждению родовой экзогамии как универсального института для людей верхнего палеолита.

В целом нам представляется, что возникновение экзогамии определяется характером биологического и социального развития прегоминид и первых гоминид. Некоторые тенденции к экзогамии проявляются уже у ближайших родственников человека в животном мире. По мере становления человеческого общества эта первоначальная биологическая тенденция, по-видимому, подкреплялась и усиливалась целым комплексом факторов как социального, так и биологического характера, которых мы уже касались выше.

Иными словами, по нашему мнению, те причины, которыми обычно объясняется возникновение экзогамии, были не самодовлеющими, а подкрепляли уже существовавшую тенденцию, составлявшую часть биологического наследия, полученного гоминидами от обезьян. Если же рассматривать не только экзогамию в первобытном обществе, но табу инцеста в более общем виде в культурах различного уровня, то нельзя не признать, что для его истолкования тот факт, что табу инцеста не всегда связаны с генетическим родством, представляет серьезную проблему (Hinde, 1987a). Однако значение систем родства в современных культурах имеет целый ряд последствий и отнюдь не ограничивается законами, регламентирующими избегание инцеста (Fox, 1980). Во многих культурах наследование собственности может оказывать гораздо большее реальное влияние на установление

инцеста табу, чем поведенчески обусловленное избегание половых контактов между близкими генетическими родственниками (Goody, 1976).

В процессе эволюции гоминидные предки выработали предпочтение, связанное с направленностью половых контактов на особей немного, но не слишком отличающихся от близких родственников, таким образом подсознательно избегая и чрезмерного инбридинга и аутбридинга, считает П. Бейтсон (Bateson, 1986). Тенденция к следованию установленным правилам, варьирующим в разных культурах, возникла независимо от биологических предпосылок. Хотя и в ее возникновении определенную роль сыграли поведенческие механизмы, направленные на поддержание единства группы как целостной системы, характерные также для приматов, особи, ведущие себя иначе по сравнению с большинством членов группы, отвергались обществом. На более поздних этапах развития общества запреты на спаривание, по-видимому, стали передаваться из поколения в поколение с помощью речи. Таким образом, хотя запреты на инцест и коррелируют во многих случаях с биологически обоснованными ограничениями, тем не менее они не являются прямым результатом действия естественного отбора (Hinde, 1987a).

Табу инцеста, существующие в различных культурах, представляют собой механизмы, действующие на социокультурном уровне (уникальном для человека). Они отражают непосредственное влияние конкретной культуры на поведение отдельных индивидуумов или пар индивидуумов. Являясь частью социокультурной структуры, инцест табу могут зависеть от соображений экономического характера и правил наследования собственности в той же мере, как и служить для предотвращения инбридинга. Именно в этом состоит их кардинальное качественное отличие от механизмов избегания инбридинга у животных.

Биологические соображения инбридинг/аутбридинг могут вносить определенный вклад, но не являются решающими для существования или отсутствия сексуальных запретов и не могут объяснить их разнообразие; не менее примитивным было бы представлять, что механизмы избегания инбридинга у животных имеют своей целью одно лишь избегание инбредной депрессии (у некоторых видов животных инбридинг постоянен и не приводит к вырождению).

Слишком упрощенно рассматривать табу инцеста как социальную адаптацию к предотвращению инбридинга (Hinde, 1987a). Это явление, по нашему мнению, следует представлять скорее как универсальный способ поддержания единства в пределах социальной группы, состоящей из нескольких родственных группировок, упрочения и расширения дружественных социальных контактов между особями из разных матрилиний. Одновременно с этим его можно рассматривать и как способ устранения опасности чрезмерной замкнутости матрилиний, приводящей к нарушению целостности группы. В человеческом обществе роль экономических и особенно социокультурных факторов приобретает, по всей видимости, решающее значение: от них в первую очередь зависит сила и природа культурных запретов, а существующие на индивидуальном уровне тенденции к пониженному сексуальному влечению в направлении к знакомым с детства индивидам могут служить надежной опорой для культурных запретов.

ВЗАИМОСВЯЗЬ ТИПА СОЦИАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ И РОДСТВЕННЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ У ПРИМАТОВ И ГОМИНИД

Характерной чертой стада обезьян различных видов является большая стабильность женской его части и подвижность мужской. Самки всю жизнь остаются в том стаде, где они родились, напротив, самцы, как отмечалось на примере мартышек, павианов, макаков, систематически переходят из одного стада в другое. Поэтому самки больше, чем самцы, зависят от связей, существующих между ними с рождения (рис. 7). В неволе самки адаптируются гораздо хуже самцов, так как у них в клетке или вольере оказываются незнакомые им с детства соседки и подавляющая часть драк здесь возникает именно между самками (Rowell, 1967). Кстати сказать, именно смешением самок из разных стад наряду с нарушением нормального половозрастного состава в клетках Лондонского зоопарка объясняются те кровопролитные бои, которые там наблюдались на рубеже 20-х и 30-х годов С. Цукерманом. В результате исследователь резко преувеличил роль зоологического, прежде всего полового, индивидуализма и внутригрупповой агрессии в сообществах обезьян. Этот ошибочный вывод сыграл большую роль в формировании взглядов многих историков первобытного общества, до недавнего времени считавших, что борьба с зоологическим индивидуализмом составляла главное содержание процесса формирования человеческого общества. Возвращаясь к вопросу о причинах стабильности женской части стада, надо сказать, что, по-видимому, в этом проявляется общий закон биологической эволюции, согласно которому женский пол олицетворяет устойчивость и через него действует стабилизирующий отбор, а мужской несет функции подвижного начала и создает поле для эволюционной изменчивости (Геодакян, 1972). Видимо, именно действием этого биологического закона объясняется отмечавшийся нами выше частый переход самцов из одного стада в другое у мартышек и павианов. Вместе с проявляющейся у обезьян тенденцией к половым связям вне стада действует и другая тенденция, ограничивающая эти связи группой стад, составляющих одну популяцию. В. П. Алексеев (1984) обращает внимание на то, что такое сочетание двух тенденций должно было способствовать эволюционному развитию предков человека, и ссылается на некоторые биологические исследования общего характера. Сочетание тенденций к половым связям вне отдельного стада, но внутри попу-



Рис. 7. Тесные связи родственных самок (мать — дочь) сохраняются и поддерживаются всю жизнь. Мать грумингет свою взрослую дочь (Арашияма, Япония, 1991 г.)

ляции имеет своим результатом возникновение слабого прообраза эндогамного племени, состоящего из экзогамных родов.

С вышеуказанным в известной мере перекликается мысль Н. Бишофа: «Существующие виды — это те, которые избежали опасности обязательного инцеста или благодаря благоприятным обстоятельствам, или путем формирования специальных запретительных механизмов». Напротив, по мнению Бишофа, виды, для которых было типично спаривание сиблингов, вымирали, так как отсутствие у них рекомбинации генов не обеспечивало достаточной изменчивости, адаптивной пластичности на пути эволюционного развития (Bishof, 1975).

Что касается независимых групп — самец, самка и их потомство, подобно существующим у гиббонов, и многих видов лесных низших обезьян и полуобезьян, то такой тип объединения возможен только у древесных видов обезьян, находящихся в сравнительной безопасности от наземных хищников. На земле даже первобытные охотники неолита, вооруженные неизмеримо лучше прегоминид, не могли и не жили отдельными малыми семьями. Есть и многие другие соображения против допущения жизни отдельными малыми семьями как этапа в эволюции от животных к человеку. В частности, при таком типе расселения было бы очень затруднено распространение изобретений, иными словами, создание основ материальной культуры.

Думается, что половые отношения и связанные с ними отношения родства охватывали своим действием не отдельные малые семьи порознь, а целое стадо. Становление древнейших

норм половых отношений относится к раннему периоду гоминизации, и, может, в какой-то мере прав Р. Фокс. По его мнению, уже в стаде обезьян были отношения родства, обусловленные, конечно, не социальными нормами, которых у обезьян не существует, а отражавшие определенные статистические тенденции, статистические модели поведения. Исходя из них вероятно, что для обезьян, живущих в стадах со многими самцами, характерны: а) типы группировок и поведения, при которых животные, родственные по чреву, т. е. по материнской линии, значительно отличаются от всех других; б) в фертильный период жизни маловероятна возможность регулярного спаривания между единоутробными особями (Fox, 1975. P. 23—24).

Подводя итог различия между объединениями с одним самцом и с несколькими, Р. Фокс приходит к выводу: во-первых, есть распределение половых партнеров (alliance), но нет оформленных генеалогических линий (descent), во-вторых, есть родственные группы и их распределение, но нет полового партнерства. Отсюда делается заключение, что у обезьян, организованных в стада со многими самцами, «система родства», по-видимому, отрицательно влияет на возможность спаривания внутри сообщества. Р. Фокс пытается провести некоторые параллели между формами организации и взаимоотношений в сообществах обезьян и в первобытном обществе и использовать эти параллели для того, чтобы представить, как могли возникнуть древнейшие человеческие формы родства.

По предположению Р. Фокса, если бы при разделе одного обезьяньего стада на два (см. выше) самцы, которыми обменялись два возникших стада, стали бы постоянными половыми партнерами каких-то матрилиний, то это бы походило на ирокезскую систему родства.

Главным Фокс считает то, что в стадах обезьян существуют и половое партнерство (в стадах с одним самцом), и родство (в стадах со многими самцами). С его точки зрения, это важно, так как любая человеческая система родства определяет две вещи: кто к какой группе принадлежит (descent) и кто для кого может или должен быть половым партнером (alliance). На этой основе, по его мнению, возникают первобытные социальные системы, так как если объединить существующие у обезьян порознь (в стадах разного типа) половое партнерство и родство так, чтобы сама система родства определяла распределение половых партнеров, то это и будет человеческая система родства и результатом ее явится что-то вроде сороральной полигинии и системы матрилиний с возможностью экзогамии линиджей или даже локальных групп. Уточняя эту идею, Фокс отмечает: «Если это свидетельствует в пользу матриархальной теории, т. е. что самое раннее родство было матрилинейным, что наиболее ранней формой отношений полов был промискуитет и затем возникла полигиния, а что патрилинейность была „изобретена“ мужчинами, то так тому и быть». Возникновение человеческих систем родства,

по Фоксу,—это скорее средство объединить принцип полового партнерства с его акцентом на мужчин и матрилинейный принцип с его фокусом на женщине.

Как бы то ни было, причины возникновения человеческих систем родства, возможно, столь же (или даже более) глубоко лежат в унаследованных биологических тенденциях, как и в логике человеческих представлений. Мы согласны с мыслью Р. Фокса о роли биологического наследия в возникновении древнейших форм родства и полового поведения, но считаем, что он слишком упрощает проблему, когда пишет: «Уже у обезьян были основные элементы человеческих систем родства, а в процессе гоминизации оставалось только объединить эти элементы, так как это не делает никакой другой примат» (Fox, 1975, p. 30—31). Здесь автор явно недооценивает социальные факторы в возникновении и развитии понятия родства и вытекавших из него норм поведения. Что касается более конкретных ситуаций, например разделения одного стада на два с обменом самцами, то такое поведение у прегоминид, если оно было типичным, а для подобного утверждения пока нет достаточных оснований, могло, закрепившись под влиянием социальных факторов, положить начало возникновению дуальной организации.

Генетическое исследование дуально-экзогамной системы показывает, что два экзогамных коллектива, обменивающихся женщинами (или мужчинами) в форме кросс-кузенного брака приближаются в генетическом смысле к одной популяции, хотя и различаются несколько по Y и X хромосомам (Caspari, 1972).

Существенную роль в функционировании группы как единого целого у приматов играют родственные связи особей по материнской линии. Эти связи поддерживаются в течение всей жизни и носят следы полового диморфизма. У макаков детеныши-самки наследуют ранг, близкий к рангу матери; родственные самки представляют собой стабильное ядро группы. Самки, а не самцы являются активными и последовательными инициаторами при делении группы (Ehardt, Bernstein, 1986). Матрилинейность, несомненно,—важнейший фактор внутригрупповой интеграции и механизм структурирования социальной системы. Ее следует рассматривать как универсальную черту сообществ приматов (Wilson, 1975). Избирательность взаимодействия между близкими родственниками, по-видимому, нельзя объяснить на основе генетического и фенотипического сходства особей, поскольку абстрактное родство без подкрепления постнатальным опытом общения не оказывает влияния на установление взаимоотношений между особями (Sackett, Fredrickson, 1987).

Существенную роль в развитии привязанностей между особями, лежащими в основе их дружелюбных устойчивых отношений, играют, по всей видимости, этологические механизмы запечатления окружающих членов группы, действующие в определенные периоды онтогенеза. Предпочтительные устойчивые связи между близкими родственниками и формируются прежде всего потому, что именно они составляют основное окружение особи в детский и подростковый периоды ее жизни. Эти же этологические механизмы играют решающую роль и при формировании дружеских связей между животными одного возраста. Известно, что подростки много времени проводят в отдельных группировках, часто состоящих из представителей одной возрастной группы. Половой деморфизм, проявляющийся в различиях отношений между родственниками у самцов и самок, в значительной мере связан с особенностями воспитания на разных этапах онтогенеза у особей противоположного пола. Сложные системы родства в человеческом обществе представляют собой средство для поддержания единства группы и ее стабильности, причем средство несравненно более совершенное, чем родственные связи у приматов, так как системы родства объединяют не только кровных родственников, но и генетически неродственных индивидов в единую систему и обеспечивают регламентированные устойчивые взаимоотношения между ними в течение всей жизни силой традиции. Системы родства в человеческих обществах позволяют расширить круг социально зависимых между собой особей, увеличивать их число иногда до общей численности всей группы (австралийские системы родства). Это способствует максимальному избеганию конфликтов в пределах группы. Системы родства выполняют также роль социального буфера агрессии.

Генетическое родство играет важную роль в определении реальных социальных взаимоотношений во многих доклассовых обществах. Так, по данным Н. Ченона (Chagnon, 1982), индейцы яномами независимо от классификации по категориям родства всегда предрасположены помогать и оказывать знаки внимания генетически связанным с ними индивидуумам, причем близким генетическим родственникам предпочтительнее, чем дальним. Именно с генетическими родственниками они предпочитают оставаться, когда делится селение. Другое исследование, проведенное у индейцев екуана Венесуэлы с целью проверки гипотезы о связи между характером социальных взаимодействий и коэффициентом родства, подтвердило наличие существенной положительной зависимости между этими параметрами. Социальную связь в данном случае оценивали по следующим параметрам: дележ пищей, беседы, игры, участие в совместной охоте и собирательстве. Во многих культурах терминология родства часто не отражает реальной генетической связи между членами группы, биологическое родство все же учитывается в первую очередь в социальных взаимоотношениях; терминологическое родство часто не позволяет предсказать реальных взаимоотношений между людьми, а знание об истинном родстве позволяет это сделать (Wells, 1987).

Поддержание тесного единства между родственниками (сродственные элементы системы) является значимым фактором стабильности системы и может рассматриваться как общая тенденция в эволюции социального поведения у приматов и человека.

На социальном уровне генеральный принцип подобия при объединении отдельных особей не только сохраняется, но и расширяет границы своего применения: в дополнение к биологическим — поведенческим основам выбора добавляются новые социальные критерии, позволяющие объединять в единое целое большее число особей и вводить в систему новых членов без угрозы нарушения стабильности этой системы, минуя какие-либо периоды враждебности и настороженности в направлении новой особи. Принятие нового члена группы происходит в соответствии с установленными правилами и сопровождается признанием его определенных социальных прав.

Наличие в человеческих культурах сложных систем родства, основанных на концептуальных представлениях, как правило, связывались с механизмами опознавания родственников. Это привело к тому, что этнографы и антропологи стали отстаивать уникальность человеческой способности узнавать родственников. Многочисленные данные, полученные зоологами и приматологами, позволяют, тем не менее, опровергнуть такие представления. Приматы, к примеру, не только способны узнавать и различать родственников, но и обладают сходными с человеком механизмами узнавания генетических родственников: запоминание внешнего вида, голоса и запаха матери на ранних стадиях онтогенеза и, наоборот, избирательность контактов с особями, поддерживающими активную связь с референтной особью (матерью). Определенную роль в человеческих обществах может играть механизм фенотипического сравнения по принципу «я и другие», существование которого для приматов однозначно не доказано (Wells, 1987).

Вопреки традиционно сложившемуся мнению самцы в группах у приматов (односамцовых или мультисамцовых) играют существенную роль в воспитании и защите детенышей. Полноценное социосексуальное поведение отсутствует у взрослых особей (шимпанзе, горилл), воспитанных без общения со взрослым самцом. В односамцовых группах, например у павианов гамадрилов, забота самца о детенышах тесно связана с высокой вероятностью отцовства, а контакты отца с детенышами не прерываются и по достижению ими половой зрелости. Самец-отец часто объединяется со своими взрослыми сыновьями для защиты и нападения в агрессивных столкновениях (Чалян, Мейшвили, 1989). В мультисамцовых группах, где вероятность отцовства не столь велика, забота о детенышах носит часто избирательный характер. Она направляется на детенышей самок (родственных и неродственных), с которыми самец поддерживает тесные дружелюбные контакты, или на детенышей тех самок, с которыми он пытается установить социальные и сексуальные контакты в будущем (как, например, у шимпанзе).

Глава третья

ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ОБЕЗЬЯН И ПОИСКИ МОДЕЛЕЙ СЕКСУАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ ГОМИНИД

В классической этологии, социобиологии, а затем и в популярной литературе получила широкое распространение точка зрения, согласно которой для приматов в целом характерно доминирование самца над самкой в сексуальных контактах (Дольник, 1989; Lumsden, Wilson, 1981). Выбор партнера — это прерогатива самца. Так ли это на самом деле? Для ответа на данный вопрос обратимся к истории изучения проблемы естественного и полового отборов и их взаимосвязи как движущих сил эволюции. Ч. Дарвин первый предложил концепцию полового отбора, заметив, что ряд характеристик повышающих успех в спаривании может отбираться, независимо от их общей селективной ценности. В то время он считал, что половой отбор действует только на самцов. Поэтому Дарвин предложил рассматривать соревнование между самцами за самку в качестве движущей силы полового отбора.

Позднее теория полового отбора была представлена Ч. Дарвиным в двух аспектах: 1) как соревнование между особями одного пола за доступ к половому партнеру (по его мнению, оно выражается в конкурентной борьбе между самцами); 2) в виде выбора полового партнера (который проявляется в выборе самкой самца). Однако он продолжал утверждать, что в определении конкретного самца, получающего доступ к самке, решающую роль играет первый компонент (как ему представлялось,— непосредственное столкновение между самцами), а вовсе не выбор самки. После Ч. Дарвина идея полового отбора была на долгое время несправедливо забыта.

Лишь в 30-х годах XX в. она получила дальнейшее развитие и достойную оценку (Fisher, 1930. Цит. по: Small, 1989). В отличие от своего предшественника исследователь уделил основное внимание анализу выбора полового партнера. Особенно детально была проанализирована активная роль самки в этом процессе. Фишер четко определил условия, при которых действует выбор полового партнера: 1) предпочтения должны иметь место хотя бы у представителей одного пола; 2) предпочтения должны находиться в соответствии с репродуктивными преимуществами. Оговаривает он также и условия, при которых предпочтения будут отбираться. Прежде всего это произойдет, если сыновья выбранного самкой самца будут иметь больший репродуктивный успех, чем другие самцы того же возраста; если естественный отбор не уничтожит сразу преимущества предпочитаемых признаков;

последние должны иметь долговременные преимущества (Fisher, 1930. Цит. по: Small, 1989; Trivers, 1972. P. 106).

На современном этапе концепция полового отбора получила дальнейшее развитие в работах Р. Триверса (Trivers, 1972). В основном это касается части, анализирующей выбор партнера. Он выделил важные переменные, играющие значительную роль в существовании самого явления избирательности со стороны самок. Прежде всего это соревнование между полами, далее следуют: потенциальный (родительский) вклад самца в детеныша, наличие у самца хороших генов и контролируемых территорий или жизненных ресурсов.

Незаслуженно малое внимание уделялось второй составляющей полового отбора в отечественной литературе. В этой главе мы попытаемся по возможности более объективно оценить роль конкуренции между особями одного пола и выбора полового партнера в группах у разных таксонов приматов, что, по нашему мнению, позволит предположительно оценить роль полового отбора в эволюции гоминид.

СОЦИАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ГРУПП И РЕПРОДУКТИВНЫЕ ЕДИНИЦЫ У ОБЕЗЬЯН СТАРОГО И НОВОГО СВЕТА

Для анализа проблем эволюции брачных отношений и типов репродуктивных связей в человеческих обществах значительный интерес могут представлять этологические материалы, полученные при наблюдении за представителями разных таксонов приматов. Остановимся подробнее на характеристике репродуктивных единиц у низших узконосых, широконосых обезьян и антропоидов (табл. 15). У большинства видов макаков и павианов, у отдельных представителей широконосых обезьян, а также у всех видов крупных антропоидов вре́менные брачные пары могут образовываться в определенные фазы полового цикла самки, соответствующие дням овуляции, на границе фолликулярной и лютеиновой фаз.

Следует подчеркнуть, что в основе формирования пар лежит прежде всего взаимная привлекательность обоих партнеров (Nadler et al., 1986), которая играет существенную роль для формирования репродуктивных единиц у обезьян независимо от типа социальной организации (мультисамцовые, гаремные, семейные группы). По всей видимости, она является универсальной чертой, определяющей сексуальное поведение приматов. Детальный анализ поведения партнеров до и в период спаривания в естественной среде обитания и в неволе, проведенный для многих видов обезьян, свидетельствует, что выбор осуществляется в первую очередь самкой (Michael, Zumpe, 1970; Shively et al., 1982). Не самец, а самка чаще выступает инициатором контактов. Такой тип сексуальной инициации характерен, например, для павианов чакма, анубисов, макаков лапундеров, резусов, горилл,

Таблица 15. Основные показатели репродуктивного поведения у приматов

Таксон	Тип социальной организации	Репродуктивные связи	Кто инициирует спаривание	Стратегия спаривания	Время эйякуляции	Положение при спаривании (поза)	Наличие у самок признаков эструса
Павианы чакма	Мультисамцовые группы	Вре́менные брачные пары в период эструса самок, основанные на взаимной привлекательности	Обычно самка, подставляясь	Копулируют в течение дня в нескольких сериях покрываний	Эйякуляция после нескольких покрываний	Самец обхватывает самку за торс руками и стискивает щиколотки самки ногами. Спаривание в дорзовентральной плоскости	Набухание половой кожи
Павианы анубисы	»	»	»	»	Эйякуляция после одного спаривания	»	»
Макаки резусы	»	»	Обычно самка, подставляясь, но инициатором может быть самец	Копулируют в течение дня	Эйякуляция после 5—15 садок	То же. Иногда самки поворачивают назад голову и касаются самца в момент спаривания и эйякуляции	Покраснение половой кожи
Макаки японские	»	»	»	»	»	»	Внешние признаки отсутствуют
Макаки лапундеры	»	»	»	Пара может держаться вместе 14 дней	»	»	Набухание половой кожи
Макаки бурые	»	»	Как правило, самка	»	Эйякуляция после каждой садки	То же. Иногда в вентро-вентральной плоскости	Внешние признаки отсутствуют

Таблица 15 (продолжение)

Таксон	Тип социальной организации	Репродуктивные связи	Кто инициирует спаривание	Стратегия спаривания	Время эйякуляции	Положение при спаривании (поза)	Наличие у самок признаков эструса
Макаки боннет	»	»	»	»	»	»	»
Саймири	»	»	Взаимное генитальное позирование. Возможно обнюхивание самцом пахучих меток самки	»	Эйякуляция после 15—25 садок	»	»
Тамарин	Семейные группы	Возникают между самцом-лидером и самкой при подавлении репродуктивных функций других членов группы; пары образуются вследствие соревнования между самками	Взаимное позирование следования, пилоэрекция, взаимное мечение, обнюхивание и облизывание гениталий партнера	Нет данных	Эйякуляция после одной садки	»	»
Обычная мармазетка	Семейная группа	»	»	»	»	»	»
Тити	»	Длительно существующие пары, основанные на взаимной привлекательности и предпочтении партнеров	»	»	»	»	»
Шимпанзе	Мультисамцовые группы	а) Высокая степень избирательности партнера, хотя не исключено и промискуитетное спаривание (оппортунистическая модель)	Чаще самец, иногда самка	Самка в течение дня может спариваться с разными самцами	»	Самец инициирует спаривание, демонстрируя эрекцию, тряся ветки, вздергивая плечами, бросая на самку взгляды, прохаживаясь на двух ногах	Набухание половой кожи
		б) самец постоянно держится возле циклирующей самки и спаривается с ней (модель обладания)	»	Самец спаривается с самкой в течение периода эструса	»	Самка подходит к самцу, подставляется и смотрит через плечо, иногда стимулирует рукой пенис самца	
		в) самец уводит самку в эструсе из группы на время (модель временного брачного парного объединения)	Высокая избирательность самки и активные проявления дружелюбного умиротворяющего поведения со стороны самца	Пары существуют от 1 до 28 суток (в среднем 10 суток)	»	Спаривание в дорзовентральном положении, иногда в вентро-вентральном	

Таблица 15 (окончание)

Таксон	Тип социальной организации	Репродуктивные связи	Кто инициирует спаривание	Стратегия спаривания	Время эйякуляции	Положение при спаривании (поза)	Наличие у самок признаков эструса
Горилла	Мультисамцовые (гаремные?)	В период эструса самка держится с самцом 1—4 дня (обычно 2)	Спаривание инициирует самка, которая заигрывает с самцом, но самец всегда демонстрирует свою готовность к копуляции	В среднем 1 спаривание в день	Эйякуляция после одной садки	Дорзо-вентральное положение преобладает, в редких случаях вентро-вентральное. Спариванию могут предшествовать агрессивные демонстрации самца или отдельные их элементы (плотно сжатые губы, броски, перемежающиеся с напряженной застывшей позой)	Внешние признаки отсутствуют
Орангутан	Дисперсные гаремы	Пары образуются в период эструса самки на 1—6 дней (обычно 5)	Спаривание чаще инициируется самкой (она же выбирает партнера), иногда самцом	В среднем 1 спаривание в день	Эйякуляция после одной садки	Обычно вентро-вентральное положение. Копуляции предшествует стимуляция гениталий самки самцом рукой или ртом, самка также касается ртом гениталий самца, грумингует его, касается разных частей тела. Свою готовность к копуляции самец демонстрирует, ориентируя эректированный пенис в направлении самки и остается длительное время в такой позиции	»
Australopithecus africanus	Мультисамцовые группы: 1) временно образующиеся пары 2) промискуитетные спаривания	Самка выбирает партнера с позиций знакомства и с учетом его умения находить и охранять ограниченные пищевые ресурсы, интеллектуальных качеств — изобретательства и способности осваивать новые навыки (способность добывать мясную пищу и извлекать ее мозг), заботы об ее предшествующих детях	»	»	»	Вентро-вентральное, сексуальные игры	»

орангутанов, шимпанзе (см. табл. 15). У некоторых широконосых обезьян отмечают взаимную инициацию партнеров. Она основана прежде всего на ольфакторных контактах (саймири, мармазетки, тамарины, тити и др.).

У отдельных видов инициатива выбора может определяться в зависимости от социальных условий и индивидуальных особенностей особей и осуществляться и самцами и самками. Так, например, у макаков резусов чаще всего спаривание инициирует самка, но известны случаи, когда выбор осуществлялся по инициативе самца (Michael, Zumpe, 1970). Наоборот, по данным Р. Надлера и Л. Розенблюма (Nadler, Rosenblum, 1973), у бурых макаков инициатива сексуальных контактов принадлежит в основном самцу. Однако по нашим собственным наблюдениям за четырьмя группами бурых макаков в Сухумском приматологическом центре, самки часто сами инициировали сексуальные взаимодействия, активно привлекая к себе внимание самцов.

У горилл и орангутанов самец выступает инициатором спаривания лишь в исключительных случаях, когда самки активно не желают вступать в контакты с данным самцом. Однако в этой ситуации сексуальные взаимодействия существенно отличаются от нормы и приобретают явное сходство с изнасилованием (Galdikas, 1981). Подобный способ спаривания описан и в условиях естественного местообитания, он характерен для контактов молодых самцов у орангутанов. Контакты подобного рода происходят в основном с самками, находящимися в нерецептивном состоянии, и практически никогда не сопровождаются зачатием (Nadler et al., 1986).

Некоторые виды обезьян могут иметь несколько моделей репродуктивного поведения, встречающихся параллельно в одной и той же популяции. Разнообразны в этом случае и стратегии поведения партнеров. Так, например, большинство авторов указывает, что промискуитетные отношения в стадах у саванных павианов (анубисов, чакма) наиболее типичны (Hausfater, 1975; Seyfarth, 1978). Однако спаривания у этих видов могут носить и избирательный характер. В стаде выделяются пары самец — самка, предпочитающие постоянные тесные контакты друг с другом, но в то же время не препятствующие спариванию с другими партнерами даже на протяжении одного полового цикла (Strum, 1983).

Длительные наблюдения за стадом павианов чакма, проведенные К. Андерсоном в национальном парке Сейкебосанд в 1978—1985 гг., свидетельствуют об устойчивой тенденции к формированию постоянных репродуктивных пар у представителей этого вида (Anderson, 1989). Тенденция к сокращению числа потенциальных репродуктивных партнеров и образованию устойчивых, длительно существующих пар была обоюдной со стороны особей обоего пола. По-видимому, она получила широкое распространение в условиях отсутствия хищников в данной местности.

Разделение стада на подгруппы происходило в сухое время года, и на первый взгляд именно оно являлось основной лимитирующей причиной ограничения возможностей выбора партнера. Однако, как было замечено Андерсоном, и в летнее время, когда восстанавливалась единая структура стада, особи продолжали проявлять исключительную избирательность в пространственной близости с другими животными и предпочитали вступать в сексуальные контакты практически исключительно с членами собственной зимней подгруппы (Anderson, 1989). Таким образом, в исследованном Андерсоном стаде павианов чакма можно было наблюдать исключительное разнообразие типов репродуктивных отношений. Диапазон включал практически все варианты: промискуитетные отношения, полигамные образования (односамцовые гаремные группы, аналогичные существующим у павианов гамадрилов) и моногамные пары. Наличие каждого из типов сексуальных отношений не было сопряжено с различиями в уровне межсамцовой агрессии. А тенденция к образованию устойчивых бисексуальных объединений взрослых особей по полигамному или моногамному типу была сопряжена с вре́менным отсутствием хищников в данной местности, что свидетельствует о взаимной выгоде постоянных избирательных контактов для особей обоего пола.

Разнообразные модели спаривания в пределах одной популяции — оппортунистическая модель, модель обладания и модель вре́менного брачного объединения (Tutin, 1980) — известны и для шимпанзе (см. табл. 15). Для первых двух более характерна инициатива со стороны самца, хотя известны случаи, когда партнеров выбирает самка (Wallis, 1982). Для модели вре́менного брачного объединения типичны более высокая инициативность и избирательность самки. Отсутствие унифицированной — единственной для вида модели (стратегии) спаривания можно считать скорее правилом, нежели исключением в мире приматов.

Очевидно, пластичность вида по этим показателям способствует его адаптации к различным экологическим условиям. Особи чутко реагируют на изменения в окружающей среде, выбирая в каждый период оптимальную репродуктивную стратегию. Существенно, что изменения в практике сексуальных контактов могут происходить в короткие сроки, а следовательно, не могут рассматриваться как результат генетических изменений. Существование нескольких моделей сексуального поведения — это проявление поведенческого полиморфизма — экстрагенетической вариабельности популяции, позволяющей успешно функционировать в условиях постоянного изменения экологических факторов. Пластичность полового поведения позволяет популяции использовать благоприятные экологические изменения незамедлительно с максимальной выгодой для всех особей и реагировать с минимальной платой на непредвиденные отрицательные факторы.

РЕПРОДУКЦИЯ У ПРИМАТОВ И ГИБРИДИЗАЦИЯ

Анализ типов репродуктивных структур и полового поведения у приматов тесно переплетается с вопросами гибридизации. Известно, что особенности поведения играют существенную роль в предотвращении скрещиваний на межвидовом и межродовом уровнях в случаях, когда виды животных живут на одной и той же территории или часто встречаются на границах своих ареалов. В целом к факторам репродуктивной изоляции относят два прекопуляционных барьера: 1) препятствия к встрече двух видов (географические, биотопические); 2) препятствия к спариванию и осеменению (сезонные, этологические, морфологические) (Панов, 1989). Помимо этого, существуют и посткопуляционные барьеры, не связанные с особенностями поведения особей (морфологические, генетические, физиологические).

Остановимся подробнее лишь на прекопуляционных этологических барьерах. Анализируя их, можно заметить, что применительно к обезьянам бо́льшая часть этих барьеров не эффективна. Многие виды живут в тесном контакте друг с другом, обитают в сходных биотопах и зачастую образуют смешанные группы или стада. Например, описаны группы, состоящие из представителей двух видов тамаринов — Saguinus mystax и S. fuscicollis (Norconk, 1986). Особи этих видов совместно защищали свою территорию, а для поддержания единства группы все животные использовали специфические длинные крики. Смешанные стада макаков резусов, яванских и тибетских, содержащие также гибридных особей, наблюдали в лесах Гонконга (Barton, Chan, 1987). Эти авторы выстраивают схему этологических перестроек, послуживших основой для межвидовой гибридизации. Исходным пунктом для преобразований явилось то обстоятельство, что самки тибетских макаков принимали участие в заботе о детенышах яванских макаков. Такое поведение способствовало значительному расширению коммуникативного репертуара яванских макаков, что в свою очередь повело за собой разрушение коммуникативных барьеров между резусами, яванскими и тибетскими макаками, лежавших в основе видовой изоляции. Несомненно также, что существенную роль в реализации межвидового спаривания сыграли отсутствие четко выраженных стереотипных ритуалов ухаживания у этих видов, а также значительная вариабельность моделей спаривания. В Эфиопии обнаружены гибридные стада павианов анубисов и павианов гамадрилов, обитающие на границах перекрывания ареалов этих видов (Anderson, 1987).

Объединения групп особей разных видов, по-видимому, преследуют определенную выгоду из подобного сотрудничества (защита территории, помощь в выращивании детенышей, защита от хищников). Подобная ориентация, как правило, приводит к появлению смешанного репертуара способов коммуникации и даже к возникновению промежуточного набора элементов поведения, который не встречается у особей этих видов, живущих в других группах.

Для обезьян такая категория барьеров, как сезонность размножения, практически не является препятствием, и спаривания происходят в течение всего года. Несомненно, существенное значение в появлении условий, способствующих гибридизации у обезьян, имели их стадный образ жизни, значительная вариабельность группового и сексуального поведения, практикуемая особями в пределах группы, а также общее повышение поведенческого полиморфизма и увеличение доли универсальных элементов поведения, присутствующих в репертуаре представителей одного рода и даже семейства. Важную роль могло сыграть значительное распространение практики промискуитетных отношений у многих таксонов приматов.

Характерной особенностью поведения приматов являются размывание ритуалов ухаживания и существенное увеличение разнообразия способов взаимного возбуждения партнеров, развитие сложных сексуальных игр, предшествующих процессу копуляции и сопровождающих его. В качестве возможной причины редукции ритуалов ухаживания наряду с полицикличностью нам видится использование сексуальных контактов вне целей репродукции.

Этологические барьеры, рассматривающиеся в настоящее время как наиболее значимые механизмы изоляции, таким образом, оказываются малоэффективными у представителей отряда приматов. Очевидно, случаи, описанные выше, подтверждают идею о том, что гибридизация неизбежно происходит в широком спектре ситуаций, когда ее стимулятором выступают важнейшие функциональные принципы организации поведения животных, такие, как генерализация ответа на внешние стимулы и явление импринтинга (Панов, 1989).

По нашему мнению, у приматов, а в дальнейшем и у гоминид складываются исключительно благоприятные условия для гибридизации вследствие универсализации многих комплексов социального и сексуального поведения. И в этих условиях гибридизация с полным правом может рассматриваться как закономерное явление.

Полиморфизм поведения, значительная доля общих для нескольких видов и даже универсальных для более крупных таксонов элементов поведения, отсутствие ритуалов ухаживания у обезьян в значительной степени способствуют межвидовой и межродовой гибридизации. Низкий изоляционный барьер у приматов отмечается не только по поведенческим, но и по морфологическим показателям. Сходство моделей полового поведения у разных видов макаков, близость по строению полового аппарата, а также по развитию внешних признаков циклирования у самок (наличие половой кожи и ее набухание в рецептивные периоды месячного цикла), очевидно, лежат в основе массовых фактов гибридизации между некоторыми видами макаков

в природе. Гибридные зоны зафиксированы недавно между пятью видами целебесских макаков о-ва Целебес в Индонезии — Macaca tonkeana, M. hecki, M. nigrescens, M. nigra, M. maurus. Гибриды M. mulatta × M. fascicularis и M. mulatta × M. nemestrina, M. fascicularis × M. nemestrina были обнаружены нами в отловленных на воле группах макаков резусов и лапундеров, привезенных из Вьетнама в Сухумский приматологический центр. В сводке-перечне гибридов, полученных в неволе между разными видами макаков (всего 16 видов), Дж. Фа (Fa, 1989) указывает на то, что практически все гибриды были плодовиты.

Низкий изоляционный барьер в сочетании с выраженными морфологическими различиями может рассматриваться как существенное ароморфное приобретение отряда приматов (Алексеева, 1977). Полиморфизм поведения в целом и вариабельность элементов поведения в процессе сексуальных взаимодействий, отсутствие жестких стереотипных ритуалов ухаживания явились своеобразной базой, на основе которой происходило развитие поведенческого комплекса, характерного для гоминидной линии. Полиморфизм поведения достиг своего максимума у современного человека.

Процесс увеличения поведенческой вариабельности происходил параллельно с увеличением диморфизма по размерам тела у гоминид. По крайней мере половой диморфизм был хорошо выражен в отдельных гоминидных популяциях (Leutenegger, Cheverud, 1982). Вопрос, однако, в том, что же явилось причиной усиления диморфизма? Межсамцовая конкуренция? Изменение способа питания? Необходимость освоения новых экологических ниш? Мы склонны предполагать, что самцы стали превосходить по размерам самок вследствие комплекса социоэкологических причин: переход к жизни в более открытой местности и необходимость защиты группы от хищников; освоение экологических ниш и использования иных, ранее недоступных ресурсов питания (в связи с этим произошло развитие навыков охоты и переноса предметов на некоторые расстояния). При определенных условиях избирательность самки могла способствовать увеличению общих размеров тела самцов (если, например, самцы большего размера успешнее охотились и активнее защищали самок и их детенышей от внешних опасностей). Общее укрупнение размеров тела в эволюции гоминид осуществлялось в тесной связи с увеличением размеров мозга особей и вело к повышению «разумности».

Укрупнение тела у гоминид происходило, по всей видимости, в сочетании с процессами грацилизации и фертилизации. Последним обстоятельством, возможно, объясняется некоторое ослабление выраженности вторичных половых признаков на более поздних этапах эволюции гоминид.

Данные относительно процессов гибридизации в естественной среде обитания и в неволе у обезьян могут служить моделью и косвенным подтверждением предположений относительно интенсивных процессов метисации в пределах единого гетерогенного пласта гоминидных форм (австралопитековые, питекантропы, неандертальцы и сапиенсы), о котором писали некоторые авторы (Бахолдина, 1988). Существование единых гетерогенных пластов на основных этапах эволюции гоминид подтверждается на основе анализа вариабельности социального и сексуального поведения в сравнительном ряду у обезьян (табл. 15). Оно является отражением общеэволюционных процессов биологической интеграции. Мы полагаем, что экстрагенетические механизмы изоляции отдельных популяций возникали и усиливались на более поздних этапах гоминизации с развитием культурных стереотипов, языковых и экономических различий между ними. Однако в отличие от генетических, морфологических и физиологических барьеров они всегда были в значительной степени проницаемы.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ СЕКСУАЛЬНЫХ КОНТАКТОВ И ЕЕ СВЯЗЬ С МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИМИ ХАРАКТЕРИСТИКАМИ

У приматов сексуальное поведение самок может быть условно подразделено на три фазы: привлекательность, делающая ее стимулом, возбуждающим сексуальное поведение самца; процептивность — поведение, поощряющее самца к спариванию, рецептивность — готовность самки к спариванию (Кон, 1988). Эти фазы поведения стимулируются разными гормонами: привлекательность инициируется влиянием эстрагенов на влагалище, процептивность связана с секрецией андрогенов, природа рецептивности до последнего времени неизвестна (Baum et al., 1977).

Различные виды обезьян отличаются между собой по продолжительности половых связей, общей частоте копуляций в день, времени, необходимому для наступления эйякуляции. Как правило, у видов с четкими признаками рецептивности у самок (покраснение и набухание половой кожи) наиболее продолжительные сексуальные контакты приурочены к преовуляторной и овуляторной фазам цикла и сопровождаются максимальным набуханием (павианы, макаки, шимпанзе) (табл. 15). Частота подставлений самки самцу и общая инициативность самки в указанный период возрастают. По данным ряда авторов, именно в это же время зачатие наиболее вероятно (Чалян, Мейшвили, 1989б). Частота спариваний может достигать 50 садок в час, например у макаков лапундеров (наблюдения Бутовской, Дерягиной). В периоды рецептивности самки образуют временную пару с самцом. У макаков лапундеров, к примеру, такая пара может держаться вместе до 14 дней. На протяжении этого времени самка выступает инициатором садок, стимулируя и возбуждая самца, подставляясь и притягивая его рукой или ногой, чмокая, касаясь рукой пениса и мошонки. У антропоидов горилл и орангутанов временная пара в среднем держится 1—6 дней, а спаривание происходит

существенно реже, чем у макаков и павианов. Наиболее разнообразные стратегии отмечены у шимпанзе: во время фолликулярной и лютеиновой фаз цикла самка может формировать временную «брачную» пару с одним самцом в течение 1—28 дней, но может спариваться и с разными партнерами в течение дня (табл. 15).

Возможно, продолжительность связей и частота спариваний связаны со временем наступления эйякуляции у самцов. Она может происходить сразу же при первом покрывании (анубисы, бурые макаки, макаки боннет, тамарины, все крупные антропоиды) или следовать лишь после серии из 5—25 садок (павианы чакма, макаки резусы, саймири; (Shively et al., 1982; Nadler et al., 1986). У некоторых видов эта характеристика варьирует в зависимости от особенностей конкретного животного и его взаимоотношений с партнершей (см. далее об индивидуальных различиях стратегий спаривания у бурых макаков).

Сексуальное поведение отмечается у обезьян и вне контекста репродукции как у самцов, так и у самок. Оно широко практикуется среди подростков как отработка техники спаривания; может встречаться в стрессовых ситуациях и направлено на снижение напряженности особей партнеров, успокоение. Сексуальное поведение служит для демонстрации поддержки и покровительства, а также для выражения доминирования активного партнера.

У подростков сексуальное поведение может быть направлено на особей из своей половозрастной группы (обоего пола), на взрослых животных и на самого себя. Отработка моделей полового поведения часто происходит в игре. Роль учителей могут играть матери подростков и другие взрослые самки. Половая активность для правильной реализации во взрослом состоянии требует длительного обучения и отработки. Подростки осваивают стратегии сексуального поведения не только путем имитационного научения, но и в результате обучения со стороны взрослых особей. Последние стимулируют проявление сексуального поведения детеныша с самого раннего возраста, активируя аногенитальную область ртом или рукой, на более поздних этапах онтогенеза матери «отрабатывают» с детенышами элементы сексуальной активности, корректируют правильность их исполнения. Взрослые особи формируют и сексуальные ориентации подростков (выбор партнеров противоположного пола).

Сексуальные влечения у обезьян возникают как генетически детерминированный признак лишь в самых общих чертах. Однако выбор объекта сексуального поведения существенным образом закрепляется на основе последовательного обучения со стороны старших особей. Стратегии поведения при спаривании и поведение, предшествующее и следующее за этим, также осваиваются путем длительного наблюдения и практики. Было бы недопустимой ошибкой ставить сексуальное поведение в один ряд с врожденными инстинктами, проявляющимися на самых ранних этапах жизни новорожденного. Для формирования адек-

ватного сексуального поведения необходима нормальная социальная среда, причем на разных этапах онтогенеза потребность в общении с матерью, другими взрослыми особями своего и противоположного пола, сверстниками варьирует.

Сексуальное поведение половозрелых особей не всегда связано с репродукцией. В ряде случаев в стрессовых ситуациях, когда особи возбуждены и взволнованы или испуганы, они успокаиваются путем сексуальных контактов с партнерами противоположного или своего пола. Может иметь место и сексуальное поведение, направленное на самого себя. Так, в исследованной нами группе макаков лапундеров, самец-лидер, возбужденный звуками тележки, развозящей корм, обычно подскакивал к самке, покрывал ее и на некоторое время успокаивался.

По нашим собственным наблюдениям за группой подростков макаков бурых в Адлерском филиале Сухумского приматологического центра в 1989—1990 гг., у особей в стрессовых ситуациях значительно возрастала частота индивидуального полового поведения, в частности мастурбаций. Особи той же группы, страдающие самоагрессией, пытались выйти из этого состояния с помощью сексуальных контактов с партнерами своего или противоположного пола.

Гомосексуальное поведение в случаях, описанных для обезьян, скорее всего было связано с поведенческими факторами и во многом обусловлено внешними причинами, нежели отклонениями гормонального и физиологического характера. Такое поведение часто встречается в социальном контексте при демонстрациях отношений доминирования—подчинения между особями одного пола. В этих случаях используются либо отдельные элементы полового поведения, либо целый комплекс. Может иметь место и реальный сексуальный контакт. Следует отличать использование элементов сексуального поведения в социальном контексте, когда инициатором выступает подчиненная особь, а сексуальные контакты, осуществляемые доминантом, могут выполнять функцию демонстрации поддержки и защиты. В этой ситуации оба партнера добровольно вступают в контакты подобного рода.

Существуют, однако, случаи, когда доминантное животное принуждает к контакту подчиненного, а в момент сексуальных взаимодействий используются элементы агрессии. Такое поведение — форма насилия и, по всей вероятности, отражает психологические побуждения активного партнера к демонстрации своего преимущества, повышения уверенности в себе (самоутверждения). В таких случаях речь не может идти о существовании особой сексуальной ориентации у данных особей в направлении представителей своего пола. Многие психологи «не склонны видеть в бисексуальном поведении животных прообраз или аналог человеческой гомосексуальности» (Кон, 1988. С. 84). Нам, однако, представляется, что данный вопрос еще требует дальнейшего тщательного анализа.

Гомосексуальные контакты отмечены в неволе и в природных условиях. Среди них можно различить не только направленные на демонстрацию доминирования, покровительства, умиротворения, интеграцию и укрепление дружелюбных отношений и не несущие признаков полового удовлетворения, но и связанные с отчетливым проявлением полового возбуждения и признаками его удовлетворения. Например, как описывают некоторые авторы, контакты подобного рода происходят между самками в группе бурых макаков (Linnankoski, Leinonen, 1985). Самки покрывали друг друга, имитируя не только движения самца, но и его мимику, вокализацию. Для контактов подобного рода типичны определенная последовательность действий партнеров и завершающая фаза, при которой у обеих самок наблюдаются расслабление мускулатуры лица, пилоэрекция и застывшая поза. Предполагается, что эти признаки свидетельствуют о наличии оргазма у партнерши. Гомосексуальные контакты, завершающиеся последующим застыванием партнерш, наблюдали также в группах у макаков лапундеров и подростков бурых макаков (данные Бутовской, Дерягиной).

Наблюдения, описанные выше, позволяют сделать вывод, что уже на уровне филогенетического развития низших узконосых обезьян отчетливо прослеживается разрыв между сексуальным поведением и четкой его приуроченностью к репродукции. Сексуальное поведение практикуется в течение всего года, размываются границы сезонности размножения у многих видов, а у некоторых таксонов они просто исчезают (макаки бурые, лапундеры, шимпанзе, орангутаны, гориллы).

Основная причина изменений в поведении приматов — появление полицикличности (Алексеева, 1977). Для отряда приматов характерны менструальные циклы самок в отличие от эстральных у других животных. Существенное преимущество полициклических видов — отсутствие половой доминанты, подавляющей важнейшие реакции животных: пищевые, оборонительные, самосохранительные (Алексеева, 1977). У видов, для которых характерно отсутствие сезонности размножения (бурые макаки), не обнаружено сезонных колебаний уровня тестостерона в крови самцов, размеров их семенников, общего веса животных (Nienwenhuijsen et al., 1988). На рубеже фолликулярной и лютеиновой фаз, соответствующем периоду овуляции, у самок повышается сексуальное влечение и они сами активно ищут партнера. Характерно, что в лютеиновую фазу цикла у них повышается и частота гомосексуальных контактов, причем часто они осуществляются с самками, находящимися в той же фазе цикла. В качестве примера приведем данные по павианам гамадрилам, полученные в разных условиях содержания (Чалян, Мейшвили, 1989б). Частота гомосексуальных контактов существенно зависела от условий обитания — она была существенно ниже в Гумистинском заказнике по сравнению с клеточным содержанием.

Если сексуальная активность самок у приматов (гетеро- и гомосексуальная) меняется в зависимости от фазы полового цикла, то у самцов существует постоянная готовность к половым контактам. Эти особенности поведения играют, по всей вероятности, не последнюю роль в обеспечении групповой стабильности и снижении репродуктивной конкуренции между особями одного пола, что исключительно важно для самок у видов, живущих гаремными группами, и для самцов у видов с мультисамцовыми образованиями.

В результате снижения влияния половой доминанты у приматов отпадает необходимость в брачных демонстрациях. В филогенетическом ряду обезьян происходит сглаживание изменений в поведении, связанных с овариальной цикличностью. В сексуальном общении полов ольфакторные контакты постепенно перестают играть решающую роль, но не исчезают полностью, а уступают место визуальным, тактильным и акустическим. Существенным стимулом, вызывающим половое возбуждение самца, наряду с ольфакторными метками являются внешние проявления рецептивности — набухание и покраснение половой кожи у самок (табл. 15). Привлекательность у видов со скрытыми признаками овуляции (например, у бурых макаков, орангутанов) определяется самцами не только и не столько по запаху, сколько по изменению в поведении самок. Последние начинают активно «заигрывать» с самцом, заглядывать в лицо, подставляясь, возбуждая его, касаясь его половых органов и вокализируя (Nadler et al., 1986).

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ РЕПРОДУКЦИИ У ОБЕЗЬЯН

Виды отличаются между собой по ряду физиологических особенностей, связанных с репродуктивным поведением: наличием и степенью выраженности внешних признаков циклирования у самок, скорости эйякуляции у самцов, изменчивости уровня половых гормонов в плазме крови у самцов в течение года и т. д. Далеко не все особенности физиологии особей обоего пола можно связать с конкретными характеристиками поведения представителей данного вида. Еще проблематичнее рассматривать различия морфофизиологических характеристик как приспособительные особенности, возникшие в качестве противодействия определенным поведенческим стратегиям. В свое время Л. Хонг (Hong, 1984. P. 116) предполагал, что «существует взаимосвязь между скоростью коитуса и агрессией со стороны других самцов группы. Межсамцовая агрессия встречается скорее там, где время между интромиссией и эйякуляцией слишком велико». В качестве подтверждения этого вывода автором приводились примеры терпимого отношения других самцов к спариванию у быстрых эйякуляторов (гамадрилов, гиббонов,

горилл). Однако анализ характера распределения типов эйякуляции у видов обезьян однозначно указывает на тот факт, что быстрая эйякуляция в основном распространена у видов, для которых вообще маловероятна конкуренция самцов за рецептивную самку вследствие особенностей их социальной организации (гиббоны живут семейными парами, для гамадрилов характерны гаремы, а социальная организация орангутанов представляет дисперсный гарем; (Bixler, 1986). В то же время виды с мультисамцовой структурой группы могут практиковать медленную эйякуляцию (бурые макаки). Быстрое спаривание, и это доказано, существенно понижает уровень полового возбуждения самки, ее удовольствия и удовлетворения, что в свою очередь ведет к снижению и полового удовлетворения самца.

К настоящему моменту не существует удовлетворительного объяснения причин появления двух типов эйякуляции у приматов. Однако справедливо, по-видимому, говорить об отсутствии значимой связи между интенсивностью конкуренции за самку и скоростью эйякуляции самцов. Быстрая эйякуляция не может рассматриваться как адаптация, позволяющая самцам спариваться с минимальным риском вызвать агрессию со стороны других самцов. Если же все-таки допустить, что эти два явления связаны между собой, то придется признать, что конкуренция самцов за оставление потомства привела к возникновению неадаптивного признака — понижению полового удовлетворения партнеров.

У видов с выраженными признаками циклирования самок существуют, однако, иные способы оставить потомство максимально большему числу самцов даже в условиях интенсивной межсамцовой конкуренции. Данные 11-летних наблюдений за саванными павианами в Амбосели (P. cynocephalus) свидетельствуют, что эта цель достигается путем частой смены рангов у самцов (средний интервал для постоянного ранга 48 дней; Hausfater et al., 1986). По данным другого автора, у павианов чакма в репродукции участвует 90% всех взрослых самцов и самок стада (Anderson, 1989). Существенную роль играет в этом случае не конкуренция за максимальное количество партнеров, а взаимная избирательность особей обоего пола. В условиях отсутствия хищников вообще прослеживается тенденция к образованию длительно существующих пар или небольших по размеру гаремных групп. Тенденция к образованию временно существующих пар в пределах единой мультисамцовой группы связана, по мнению Андерсона, с «выгодой», получаемой при этом как самцами, так и самками. «Выгода» самок заключается в наличии постоянного защитника и помощника при выращивании детеныша, самцы же в этом случае получают уверенность в отцовстве и, заботясь о детенышах, обеспечивают максимальную вероятность сохранения собственных генов в последующем поколении.

В процессе эволюции изменяется целый комплекс морфофизиологических признаков, связанных с репродукцией, позволяющий особям практиковать сексуальные контакты в течение всего года, повышающий постоянную привлекательность самки и способствующий избеганию агрессивной конкуренции за рецептивную самку. Это прежде всего исчезновение внешних признаков циклирования. Такой вариант характерен для бурых макаков, орангутанов, горилл, человека. У самцов данная тенденция проявляется в сглаживании сезонных колебаний уровня гормонов в крови (прежде всего тестостерона).

СОЦИАЛЬНОЕ ПОЛОЖЕНИЕ САМОК В ГРУППЕ И РЕАЛИЗАЦИЯ ИХ РЕПРОДУКТИВНЫХ ВОЗМОЖНОСТЕЙ У ОБЕЗЬЯН

Социальное поведение является важным фактором, опосредующим взаимосвязь между средой обитания, ресурсами и размножением особей. Однако данные относительно зависимости между рангом самок и их репродуктивным успехом весьма противоречивы и неоднозначны. Известно, что у некоторых видов широконосых обезьян, в частности у игрунок, мармазеток, тамаринов, обычно размножается лишь одна самка в группе (Abbott et al., 1981; Hubrecht, 1984). Это либо самая высокоранговая самка, либо мать, подавляющая фертильность дочерей. У низших узконосых социальная регуляция репродукции менее выражена. Она проявляется по зависимой от ранга способности самок к рождению детенышей и выживаемости последних. Данные, полученные для естественно живущих популяций и групп, содержащихся в неволе, не позволяют сделать однозначных выводов о связи этих параметров для обезьян в целом. По мнению одних авторов, у свободно живущих макаков резусов высокоранговые самки чаще рожали и в каждом сезоне их роды проходили раньше, чем у других особей. В. Кербер и другие ученые (Kerber et al., 1979) указывают, что для макаков резусов колонии о-вов Ла-Гуэва и Гуаянан ранг взрослых самок непосредственно влиял на выживание детенышей (детеныши высокоранговых самок имели большую вероятность выживания) и высокоранговые самки имели ежегодно больший процент зачатий. В то же время отдельные исследователи отмечают большую плодовитость среднеранговых самок этого вида колонии о-ва Кайо-Сантьяго. Анализ данных о группах макаков резусов, содержащихся в неволе, позволяет заключить, что в целом для низкоранговых самок характерны более низкий репродуктивный успех и более высокая смертность детенышей (Wilson et al., 1978). Одними авторами обнаружена тесная связь между высоким социальным рангом и более высокой частотой зачатий, а также более высоким процентом выживших детенышей, приходящихся на самку в год, в естественных популяциях зеленых мартышек Кении и в неволе (Fairbanks, McGuire, 1987; Whitten, 1983). Другие исследователи,

напротив, не выявили корреляции ранга с репродуктивным успехом в популяциях того же вида обезьян, живущих в Амбосели (Cheney et al., 1981). Отсутствие связи между этими параметрами отмечено для яванских и японских макаков (Gouzoules et al., 1982).

Рассмотрим подробнее конкретные данные о характере взаимосвязи социального ранга самок с показателями их репродукции для семи групп трех видов макаков (макаки бурые, яванские, резусы), собранные в Сухумском приматологическом центре группой исследователей (Мейшвили, Бутовская, Чалян, 1991). Основные результаты показаны в табл. 16. Как было установлено, связь между рангом самки и количеством родов в исследованных группах варьировала по направленности и абсолютной величине. Она практически ни в одном случае не была достоверной. Преимущества в способности к зачатию были отмечены для высокоранговых самок только в одной из групп яванских макаков. В двух других группах этого вида роды чаще происходили у самок низкого ранга. Аналогичные противоречия выявлены также в группах макаков бурых и резусов. Наибольшее общее количество ро́дов в группах у яванских макаков было отмечено у низкоранговых самок. У макаков резусов роды чаще происходили у высокоранговых самок, а у бурых макаков по этому параметру в наиболее благоприятном положении оказались среднеранговые животные. В целом у всех трех видов различия по этому показателю для самок разного ранга были недостоверны (тест Колмогорова—Смирнова, $P > 0{,}05$).

Максимальный процент нормальных благополучных ро́дов отмечали в группах бурых макаков (100%). У макаков яванских и резусов самки среднего ранга вынашивали детенышей успешнее других категорий особей, наименее успешно это делали низкоранговые особи (см. табл. 16). Средняя выживаемость детенышей до года колебалась от 73,25% у бурых макаков до 92,16% у макаков резусов.

В целом во всех исследованных группах, за исключением бурых макаков, высокоранговые самки имели преимущества в выживании детенышей по сравнению с низкоранговыми. У бурых макаков и яванских чаще выживали детеныши среднеранговых матерей (табл. 17). У макаков резусов и бурых среднеранговые самки размножались успешнее, чем высоко- и низкоранговые (о чем свидетельствуют средние величины коэффициента плодовитости). Напомним, что коэффициент плодовитости равен числу детенышей, доживших до годовалого возраста и приходящемуся на самку в год. Этот показатель является суммарным отражением репродуктивного выхода каждой самки. Средний репродуктивный вклад высокоранговых самок макаков яванских оказался выше, чем самок других категорий, хотя различия и не были достоверными (тест Колмогорова—Смирнова $P > 0{,}05$) (см. табл. 17).

Таблица 16. Спирменовская корреляция между рангом и показателями репродукции у самок трех видов макаков

Вид макаков	Группа	Годы	r_s^1	p	r_s^2	p	r_s^3	p
Яванские	Кл. 1	1980—1989	0,49	>0,05	0,69	>0,05	0,49	>0,05
»	В-5	1983—1988	−0,04	>0,05	0,55	⩽0,01	0,21	>0,05
»	В-422	1987—1989	−0,37	>0,05	0,40	>0,05	−0,31	>0,05
Резусы	Кр. В	1984—1989	−0,15	>0,05	0,27	>0,05	0,14	>0,05
»	В-732	1987—1989	0,43	>0,05	0,21	>0,05	0,24	>0,05
Бурые	В-211	1986—1988	0,41	>0,05	−0,14	>0,05	0,25	>0,05
»	В-212	1986	−0,16	>0,05	0,79	⩽0,05	0,04	>0,05
»	В-212	1987	0,49	⩽0,05	0,13	>0,05	0,54	⩽0,05

Примечания: r_s^1—коэффициент ранговой корреляции спирмена между числом родов в год, приходящихся на ♀ и рангом ♀; r_s^2—то же между % выживаемости детенышей и рангом ♀; r_s^3—то же между коэффициентом плодовитости и рангом ♀; Кл. 1—клетка 1 Сухумского питомника; В-5—вольера 5 Сухумского питомника; В-422—вольера Тамышского питомника; Кр. В—круглая вольера Сухумского питомника; В-732—вольера Тамышского питомника; В-211 и В-212—вольеры Тамышского питомника (по Мейшвили и др., 1991).

Таблица 17. Сравнение средних репродуктивных показателей самок разного ранга у трех видов макаков (по Мейшвили и др., 1991)

Ранг самок	Макаки яванские	Макаки резусы	Макаки бурые
	Количество родов, приходящееся на самку в год		
Высокий		+	
Средний	–	–	+
Низкий	+	–	–
	% нормальных родов из всех родов самки		
Высокий			
Средний	+	+	Зависимость не зафиксирована
Низкий	–	–	
	% выживших детенышей у самки		
Высокий		–	–
Средний	+		+
Низкий	–	+	
	Число выживших детенышей, приходящихся на самку в год		
Высокий	+		
Средний		+	+
Низкий	–	–	–

Примечание. + максимальные средние значения; – минимальные средние значения.

Таким образом, у двух видов макаков — яванских и резусов — низкоранговые самки по количеству выживших детенышей уступали особям более высокого ранга. При этом первые могли иметь более высокую рождаемость (макаки яванские), однако она нивелировалась более высокой смертностью плода на разных стадиях беременности и более низкой выживаемостью детенышей в возрасте до одного года. У макаков резусов, для которых была выявлена высокая выживаемость детенышей низкоранговых особей, именно для низкоранговых самок характерны и более низкая рождаемость и больший процент мертворождений. Что касается бурых макаков, то у них при более низких общих показателях выживаемости детенышей в наиболее благоприятных условиях по всей видимости, находилась группа среднеранговых самок.

В литературе факты более низкой плодовитости особей низкого ранга трактуются с двух основных позиций — экологической и социальной. Первая из них предполагает, что высокоранговые самки имеют приоритетный доступ к жизненно важным ресурсам — пище, воде и получают более высококачественную пищу с меньшими затратами (Shively et al., 1982). В природных условиях размеры групп часто варьируют в зависимости от наличия пищи. Так, исследования макаков яванских в Индонезии в национальном парке Кетамбе показали, что группы могут временно дробиться, если размеры фруктовых деревьев в данной местности

не обеспечивают пропитанием всех членов группы (Schaik, Noordwijk, 1986). Первыми покидают группу низкоранговые особи, подвергая себя, таким образом, риску стать жертвами нападения хищников.

По другой концепции различия в продуктивности самок высокого и низкого рангов у обезьян могут быть связаны с типом иерархических взаимоотношений между самками в группе (Harcourt, 1981). Низкоранговые самки испытывают постоянный социальный стресс вследствие угрозы нападения со стороны высокоранговых особей, а также опосредованное давление последних в результате непрямых проявлений доминирования (Wasser, 1983). Очевидно, что могут существовать межвидовые различия в уровне социального давления — стресса по направлению к низкоранговым особям, связанные с типом внутригрупповых социальных отношений. У видов с деспотическим характером иерархии между самками (такой тип социальных отношений характерен для макаков яванских и резусов) можно предположить наличие преимущества в репродукции и выживаемости детенышей высокоранговых самок. А в эгалитарных сообществах, примером которых являются группы бурых макаков (Бутовская, Ладыгина, 1990, 1991; Waal, Luttrell, 1989), зависимость успешной репродукции от ранга самок может отсутствовать.

Помимо общих видоспецифических тенденций, значительную роль могут играть конкретные экологические условия, размеры группы, социальные традиции, индивидуальные особенности поведения членов конкретной группы. В неволе, по всей видимости, основное значение имеет социальная конкуренция, однако было бы неверным и в этом случае сбрасывать со счетов соревнование за пищевые ресурсы (Мейшвили и др., 1991). Более высокая рождаемость низкоранговых самок в группе яванских макаков может рассматриваться как контрстратегия, компенсирующая социальный пресс высокоранговых особей и связанные с этим повышенную смертность плода и меньший процент выживаемости детенышей до года. У представителей другого вида макаков с развитой деспотической иерархией (макаков резусов) максимальная конкуренция между самками проявлялась, по всей видимости, в конкуренции за спаривание (напомним, что в отличие от макаков яванских и бурых у макаков резусов существует четко выраженная сезонность размножения). Для резусов характерна также более выраженная направленность агрессивных действий со стороны высокоранговых самок на низкоранговых беременных самок, чем и объясняется, по-видимому, больший процент мертворождений у данной категории особей в неволе. Для макаков бурых, обладающих менее жесткой иерархической структурой групп, четкая линейная зависимость между рангом матери и числом выживших детенышей отсутствовала. В наиболее благоприятных условиях у этого вида оказались среднеранговые самки. Такой результат нельзя объяснить следствием социального стресса и социального давления. Он скорее может указывать

на существование неких более оптимальных морфофизиологических характеристик и более устойчивой психики у самок этой ранговой категории.

В целом нам хотелось бы подчеркнуть неоднозначность действия социальных и экологических факторов на репродукцию особей вследствие ярко выраженной вариабельности поведения у обезьян. Различия в связи показателей репродукции с рангом особей, полученные в группах у одного вида в сходных условиях содержания, являются скорее всего следствием различий в плотности популяции, уникальности индивидуального состава групп, возрастных характеристик особей, конкретных социальных отношений между особями в данный конкретный отрезок времени. Не следует также забывать, что иерархический статус особей — это относительная, а не абсолютная характеристика. Она не является фиксированным признаком особи, а лишь отражает характер ее взаимоотношений с другими членами группы на данный момент времени. Конкуренция особей одного пола не носит универсальный характер. Ее эффект может нивелироваться за счет пластичности поведения отдельных особей, вариабельности индивидуальных стратегий и выраженной избирательности половых партнеров.

РАЗЛИЧИЯ В СТРАТЕГИЯХ СПАРИВАНИЯ У ОСОБЕЙ ОДНОГО ВИДА

(на примере двух групп бурых макаков)

Для обезьян характерна значительная вариабельность стратегий спаривания, которая может проявляться даже у особей одной и той же группы. Рассмотрим в качестве примера данные, собранные нами совместно с О. Ладыгиной в Тамышском филиале Сухумского приматологического центра. Самец С-1 из первой группы бурых макаков не проявлял агрессивности при спаривании и лишь в двух случаях клацал зубами, покрывая самку. В этой группе самки довольно редко (в 30% случаев) избегали самца, причем их действия заключались в простых отходах и отбеганиях (Бутовская, Ладыгина, 1991б). Одно из спариваний было инициировано самкой. Во время садок самки из этой группы касались мошонки и бедра партнера, чмокали, ложились на передние конечности. Напротив, самец-лидер из второй группы в 1986 г. часто вел себя агрессивно по отношению к партнершам: прихватывал кожу зубами, толкал, бил, кусал, издавал низкие звуки, совершая садку, всегда клацал зубами (рис. 8). В 1987 г., когда младший самец N-1 стал лидером, он практиковал абсолютно аналогичную стратегию спаривания. В этом случае насилие приобрело еще более выраженные формы. Самец N-1 не только толкал самку, ударяя об стенку и двери вольеры, прижимал к земле и кусал, но и ударял ее рукой со всей силы по голове и крупу. В описываемой группе самки чаще подставлялись самцу

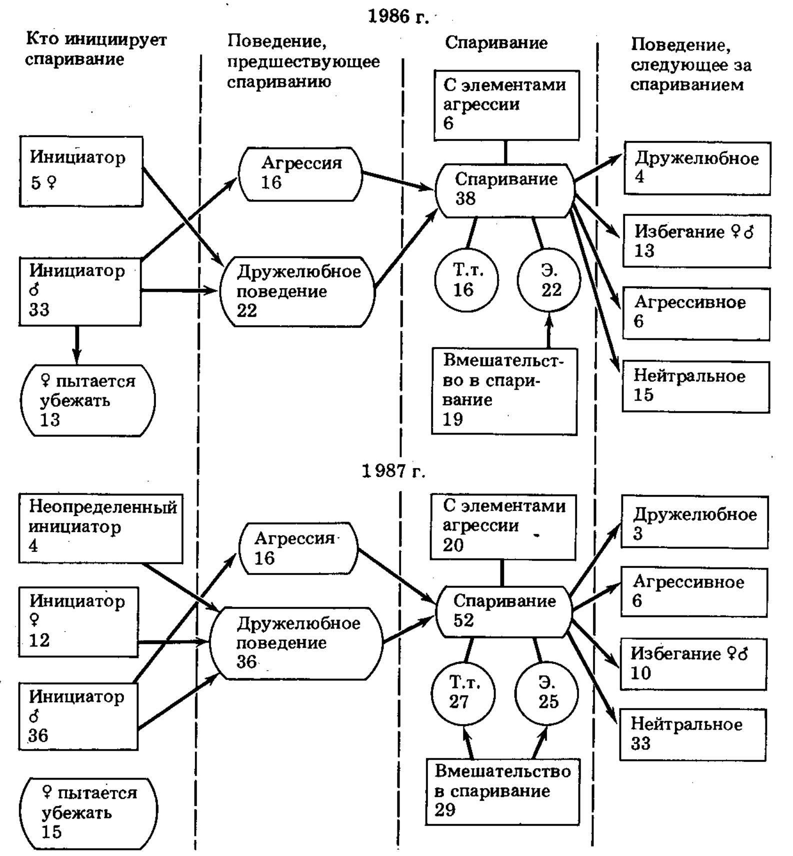


Рис. 8. Вмешательство в спаривание в группе у бурых макаков (В-212, пос. Тамыш)

Цифры показывают абсолютное значение показателя: *т. т.* — тазовые толчки; э — эякуляция, избегание самкой самца

перед садкой и после нее, одновременно пытаясь поскорее убежать от самца. Самки также активно пытались прервать спаривание, сопротивлялись и вырывались с визгом во время садки. Если в первой группе самец спаривался только с рецептивными самками (единственное исключение — самка В-1 с месячным детенышем), то во второй группе оба самца-лидера часто спаривались с лактирующими нерецептивными самками.

Самец С-1 из первой группы чаще всего вступал в половые контакты с 16-летней самкой Е-1, имевшей трех неполовозрелых потомков. Спаривания с ней включали наибольшее число тазовых толчков — более 30, тогда как при садках на прочих самках — не более 20 (Бутовская, Ладыгина, 1991б). Эта самка занимала промежуточные агонистические ранги, один из последних рангов по дружелюбной активности, не отличаясь тесными дру-

желюбными отношениями с самцом, иногда подвергалась нападениям с его стороны, ни разу не получала от него поддержки. Спаривания с остальными самками носили единичный характер. Не было отмечено сексуальных контактов с самками С-2 и Н-1, состоявшими в наиболее тесных дружелюбных отношениях с самцом (обе они имели тем не менее маленьких детенышей). Активные половые взаимодействия происходили между самцом 1 из второй группы и самками Х-1, М-3 и О-1 в 1986 г. Спаривания с этими самками сопровождались наибольшим числом тазовых толчков. Самки М-3 и Х-1 были лактирующими. Все предпочитаемые партнерши самца занимали невысокие агонистические ранги, не отличались тесными дружелюбными отношениями с ним, неоднократно подвергались нападениям с его стороны, лишь одна из них получала поддержку от самца в столкновениях.

В 1987 г., когда лидером этой группы стал самец N-1, чаще всего отмечались его садки на молодую рецептивную самку О-2. Причем эта самка-партнерша не находилась в тесных дружелюбных отношениях с самцом, напротив, она часто подвергалась агрессивным нападениям с его стороны.

Рассмотрим подробнее феноменологию процесса спаривания на примере второй группы бурых макаков по данным 1986—1987 гг. (рис. 8). В обоих случаях и старый и новый лидеры чаще выступали инициаторами спаривания. В 39 и 42% случаев соответственно самки пытались избежать контактов с самцом. Почти в 50% в 1986 г. и в 44% случаев в 1987 г. самцы инициировали спаривание с применением элементов конфликтной и контактной агрессии. Характерно, что в случае с молодым лидером выраженная контактная агрессия (толчки, кусание, удары о стенку) в основном была направлена на высокоранговых самок, занимавших при старом лидере доминирующее положение по отношению к самцу N-1.

Характерно, что самец N-1, так же как и его предшественник, часто спаривался с лактирующими самками, имеющими детенышей в возрасте до одного месяца. В качестве примера приведем самку V-1, на которую было направлено и максимальное количество агрессивных действий при спаривании. Агрессия в контексте сексуального поведения отсутствовала у самца из первой группы бурых макаков. Не исключено, что практика агрессивных контактов в направлении половых партнерш у самцов из второй группы являлась своеобразной поведенческой традицией и младший самец перенял такую модель сексуальных контактов путем визуального наблюдения за старшим самцом.

Из всех случаев покрываний, наблюдаемых во второй группе, половина приходилась на садки с эйякуляцией (рис. 8). После окончания садки самки часто пытались убежать от самца. В нескольких случаях спаривание завершалось грумингом. Эти исследования выявили черты сходства и различия между взрослыми самцами из групп по поведенческим стратегиям при спаривании (Бутовская, Ладыгина, 1991). Самец из первой группы спаривался реже и почти исключительно с рецептивными самками, а лидеры из второй группы вступали в сексуальные взаимодействия чаще (в том числе и с нерецептивными лактировавшими самками, имевшими детенышей в возрасте до года). У всех самцов отчетливо была выражена избирательность при выборе партнерши: только садки на предпочитаемых самок включали более 30 тазовых толчков. Самки, с которыми интенсивно спаривались самцы, занимали промежуточные и низкие основные ранги, а также невысокие ранги по дружелюбной активности в группе. Они редко вступали в дружелюбные контакты со взрослым самцом, подвергались нападениям с его стороны, не получали поддержки от него в агонистических столкновениях.

Самцы из второй группы вели себя агрессивно, а самки старались избежать контактов с ними. Самец из первой группы никогда не проявлял агрессивности во время спаривания. Самки из второй группы демонстрировали тенденцию к избеганию при приближении самца, а в первой группе они сами активно инициировали сексуальные контакты.

Проанализированные выше материалы указывают на наличие существенных межиндивидуальных различий в стратегиях полового поведения особей обоего пола. Сходство стратегии спаривания у самцов из второй группы дает возможность предположить существование внутригрупповых «традиций» сексуального поведения у обезьян.

ФЕНОМЕН ВМЕШАТЕЛЬСТВА В СПАРИВАНИЕ У ОБЕЗЬЯН И ГИПОТЕЗЫ ЕГО ВОЗНИКНОВЕНИЯ

Взаимосвязь полового поведения с социальным отчетливо проявляется в виде вмешательства в спаривание. Это явление описано более чем у 30 видов приматов, обитающих в различных экологических условиях и имеющих неодинаковую структуру групп. У одних видов в спаривание вмешиваются в основном самцы (макаки японские, павианы), причем эффективность такого вмешательства может быть связана с рангом нападающих самцов (Huffman, 1987). Вмешательство самцов в спаривание часто рассматривается как форма конкуренции за рецептивную самку и является одним из проявлений доминирования (Bernstain, Wade, 1983). В целом оно может быть направлено: 1) на предотвращение зачатия, произведенного соперником; 2) на получение приоритетного доступа к самке в эструсе; 3) может влиять на выбор самки (Chapais, 1983; Niemeyer, Anderson, 1983). Вместе с тем данные последних лет не подтверждают предположений о том, что вмешательство в спаривание может подавлять репродукцию подчиненных самцов. По данным М. Хофмана, в группах у японских макаков все спаривания, в которые вмешивались другие самцы, заканчивались эйякуляцией с той же долей вероятности, как и при отсутствии вмешательства. Не было

найдено и существенной связи между рангами самца и числом самок, которых он предположительно оплодотворил (Huffman, 1987). Максимальный репродуктивный успех приходился на молодых средне- и низкоранговых самцов.

У ряда видов в спаривание, помимо самцов, могут вмешиваться также самки и подростки обоего пола. В качестве примера рассмотрим данные по двум группам бурых макаков, собранные М. Бутовской и О. Ладыгиной в 1986—1987 гг. в Тамышском питомнике обезьян. В первой группе вмешательство в спаривание наблюдалось существенно реже, чем во второй в те же годы (табл. 18). За единичным исключением, оно направлялось в первой группе на самца, спаривавшегося с самкой Е-1. Чаще всего вмешивались рецептивные самки В-4, с которой самец также вступал в половые контакты, и старая самка F-1, долгое время не имевшая детенышей. За время наблюдений между ними и самкой Е-1 были отмечены лишь единичные дружелюбные контакты, а агонистические взаимодействия и поддержка не зафиксированы (Бутовская, Ладыгина, 1990, 1991). Во второй группе происходило интенсивное вмешательство членов группы в сексуальные контакты старшего самца с предпочитаемыми им самками. С наибольшей частотой особи вмешивались в спаривания самца с самкой М-3 (см. табл. 18). Среди наиболее активно действующих животных были самки О-1 и 3, также вступавшие в половые отношения с самцом. Они имели с самкой М-3 довольно редкие дружелюбные контакты и единичные агонистические, поддержки между ними не отмечено. Взрослая сестра М-1 самки М-3 вмешалась в спаривание только один раз. В садке самца на самку О-1 вмешивалась ее младшая дочь О-2. Младший самец N-1 участвовал во вмешательстве в спаривания старшего самца со всеми его «фаворитками». Таким образом, в спаривание во второй группе в 1986 г. вмешивались младший самец, рецептивные самки без детенышей и подростки (см. табл. 18). В 1987 г. интенсивность вмешательства в спаривание во второй группе значительно возросла, что демонстрировали все особи группы (41% случаев). Вмешательство чаще всего происходило при садке самца на самок 3 и О-2. Одна из них — О-2 сама наиболее активно практиковала это поведение. Активно вмешивались самки Т-1, Р-1, U-1, Х-1,4, а также подростки. Если в первой и второй группах в 1986 г. вмешательство в основном направлялось на самца (нападающие угрожали ему, замахиваясь рукой, харкая, демонстрируя оскалы и выпады, цепляли рукой за шерсть), то во второй группе в 1987 г. вмешательство часто адресовалось обоим партнерам и нападающие вели себя более агрессивно (тащили за шерсть самца и самку, толкали и цепляли руками, пытались укусить).

Для объяснения феномена вмешательства предложены различные гипотезы: а) защитная (защита самки от агрессии спаривающегося с ней самца), б) эмоциональная (эмоциональный ответ на действия партнеров), в) гипотеза репродуктивного потенциала (стремление повысить репродуктивный потенциал за счет прерывания спаривания других особей) (Niemeyer, Chamove, 1983).

Полученные Бутовской и Ладыгиной различия по частоте вмешательства в спаривание, по всей вероятности, не случайны. Они, как нам представляется, свидетельствуют скорее в пользу защитной гипотезы. Этот феномен существенно чаще отмечался как раз в группах, где самец использовал агрессивные действия по отношению к партнерше во время спаривания. Вмешательство может также рассматриваться как проявление

Таблица 18. Частота вмешательства в спаривания взрослых самцов С-1 (А), 1, 1986 г. (Б) и N-1, 1987 г. (В)

А. Группа 1, 1986 г.

♀♀, с которыми спаривается ♂	Кто вмешивается в спаривание								Всего
	F-1	H-1	B-4	K-1	B-2	H-2	G-3	D-1	
E-1	2	1	3	1	1	1	1	1	11
A-3								1	1

Б. Группа 2, 1986 г.

♀♀, с которыми спаривается ♂	Кто вмешивается в спаривание											Sub.	Всего
	S-2	M-3	R-1	O-2	S-2	Q-1	N-3	3	V-1	O-1	N-1		
X-1	2	1	2	2	1	1					5	3	17
3		1											1
O-1							1	1	1			1	4
M-3	1			1				1		1			4
Всего	3	2	2	3	1	1	1	2	1	1	5	4	

В. Группа 2, 1987 г.

♀♀, с которыми спаривается ♂	Кто вмешивается в спаривание																		Всего
	O-2	M-3	4	S-2	N-2	X-1	V-1	U-1	O-3	*	O-1	M-4	3	Sub.	P-1	W-1	T-1	M-3	
3	9	1	3	3	4	3	1			2		1		3	1		1		33
4	1							1							1	1	1		5
O-1										2									2
V-1														1					1
O-2			1			1	1	3	2	4	2		1	2	2	1	4	1	25
S-2														1					1
Всего	10	1	4	3	4	4	2	4	2	8	2	1	1	7	4	2	6	1	

Примечания: * — вмешиваются практически все особи группы; Sub. — вмешиваются все подростки III—IV возрастов.

возбуждения у особей группы на эмоциональные реакции партнеров. Анализ состава особей, интенсивно вмешивавшихся в спаривания, не дает оснований для того, чтобы предположить справедливость гипотезы репродуктивного потенциала. Следует заметить, что вмешательство в спаривание — явление, несомненно, сложное и неоднозначное по механизмам действия и целям. Вмешательство в спаривание — сложный социосексуальный феномен, оказывающий возбуждающее и активизирующее влияние на членов группы. Оно может служить одновременно механизмом научения, способом проявления конкуренции между особями одного пола и буфером, тормозящим агрессию самца-партнера.

Сексуальные взаимодействия не следует рассматривать просто как диадные контакты, которые затрагивают лишь партнеров. Они влияют и на других членов группы. Это сложный социальный феномен, и вмешательство в спаривание можно считать лишь одним из его проявлений.

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОТНОШЕНИЙ У ПРИМАТОВ И СОВРЕМЕННОГО ЧЕЛОВЕКА

Перед обсуждением вопроса о типе сексуальных отношений и социальной структуре сообществ ранних гоминид следует остановиться, по нашему мнению, на характеристике основных типов репродуктивных отношений у приматов и современного человека. В зоологической литературе, как правило, основное деление проводится с учетом числа половых партнеров. Обычно для характеристики систем репродукции у животных используют термины: «моногиния» (репродуктивная тактика самца, направленная на половые связи с одной самкой), «полигиния» (репродуктивная тактика самца, направленная на половые отношения с несколькими самками), «моноандрия и полиандрия» (соответственно связи самки с одним или несколькими самцами). Следует, однако, сказать, что верность партнеров не является центральным моментом при определении типов репродуктивных систем. Социальные науки заимствовали зоологическую терминологию для описания брачных систем у человека, однако и в этом случае в определении не было отражено отношение к сексуальной верности брачных партнеров (Fisher, 1989). И полигиния, и полиандрия представляют категорию полигамных связей. Существуют различия между понятиями моногамии и парных связей (pair-bonds) (Kinzey, 1987). Первое означает постоянные сексуальные или репродуктивные взаимоотношения между партнерами, в то время как второе подразумевает постоянные социальные взаимоотношения между половозрелыми самцом и самкой, чья семейная структура включает также и зависимое от них потомство (Eisenberg et al., 1972). Д. Клейман (Kleiman, 1973) выделяет два типа моногамии у животных: тип 1 не подразумевает формирования парных связей; тип 2 являет собой постоянные взаимоотношения,

в которые вовлекаются самец, самка и их потомство. В последнем случае моногамия может рассматриваться в качестве эквивалента парной связи. В условиях, когда взрослые самки группы практически являются репродуктивными партнерами для всех взрослых самцов группы, говорят о промискуитете.

Разные типы систем спаривания приматов имеют, как показывают многочисленные наблюдения, различную приспособительную ценность и значимость. При этом пожизненная (облигатная) моногамия оказывается весьма специализированной формой отношений и является, по всей вероятности, адаптацией к специфическим условиям обитания. Прежде всего прослеживается тесная связь моногамии с типом питания и характером распределения ресурсов в пространстве. Практически все моногамные виды приматов употребляют низкокалорийную пищу, причем пищевые ресурсы разбросаны, как правило, по территории обитания мелкими островками, размеры которых недостаточны для удовлетворения потребностей большого количества особей одновременно (Kinzey, 1987). Виды, практикующие облигатную моногамию, значительно менее пластичны экологически и встречаются в очень узком диапазоне экологических ниш. Меньшая адаптивная ценность моногамии по сравнению с другими типами систем спаривания проявляется и в особенностях поведения представителей данных видов. Как правило, репертуар особей более стереотипен по сравнению с представителями близкородственных видов, практикующих иной тип репродуктивных отношений. Для моногамных видов характерны выраженная территориальность и слабое развитие социальной структуры с недифференцированными социальными ролями особей.

При анализе типов брачных отношений у приматов отчетливо выявляется специализированность моногамных структур, а также связанные с ними ограничения в развитии социального и исследовательского поведения (Бутовская, 1987). В условиях социальных структур, ограниченных парой взрослых особей и их потомством, существенно снижаются вероятность изобретения и сохранения полезных инноваций в последующих поколениях и их распространение в популяциях (Butovskaya, Deriagina, 1989). Отрицательным моментом является также ограничение социальных контактов с неродственными членами популяции различного возраста и пола.

Справедливо ли проводить аналогию между моногамией у приматов (например, гиббонов) и человеком? Ряд исследователей видят определенное сходство между характером взаимосвязей типов брачных отношений и экологией (Kinzey, 1987). «Моногамия у человека,— пишет С. Хрди,— является либо следствием экологической необходимости, либо санкционируется общественными институтами» (Hrdy, 1981. P. 36). Нуклеарная структура семьи характерна для охотников-собирателей и земледельческих обществ, обитающих на территории с дисперсно распределенными ресурсами, а также для современных западных обществ. Однако, по мнению В. Кинзи (Kinzey, 1987), моногамия в последнем случае

вряд ли возникла путем введения моральных или юридических запретов. Она, скорее, представляет собой пережиток, сохранившийся в индустриальных обществах со времен их земледельческого прошлого, либо возникла в сочетании с потребностями большей мобильности отдельных семей в пространстве. Моногамия в человеческих обществах существенным образом отличается от пожизненной моногамии у приматов. В большинстве человеческих обществ моногамия носит сериальный характер. Некоторые авторы даже предлагают рассматривать последовательную моногамию как один из вариантов полигинии (Kinzey, 1987).

Правомерно ли подобное заключение? Анализ сходства статистических данных по разводам в 58 странах мира, проведенный по демографическому справочнику ООН за период с 1947 по 1981 г. Х. Фишер (Fisher, 1989), позволяет сделать вывод о практическом отсутствии пожизненной моногамии в качестве ведущего типа брачных отношений во всех без исключения проанализированных культурах. Х. Фишер выявила целый ряд закономерностей, связанных с разводами. Прежде всего это касается длительности существования брачных пар: во всех странах пик разводов приходится на четвертый год семейной жизни. Далее, этой исследовательницей было показано, что риск разводов максимально вероятен для мужчин в возрасте от 25 до 29 лет, а для женщин — от 20 до 29 лет. Первые две закономерности распространены кросс-культурно, они не связаны с общим уровнем разводов в каждой стране и встречаются как в обществах охотников-собирателей, так и в земледельческих и индустриальных западных обществах (Fisher, 1989). Характерной чертой всех анализируемых обществ явилось вторичное вступление в брак после разводов. Эти данные указывают на существование некой ведущей репродуктивной стратегии человека, характеризующейся не пожизненной, а сериальной моногамией. Наряду с указанным типом брачных отношений во всех обществах в той или иной степени распространены супружеские измены. Разные нормы сексуального поведения для мужчин и женщин — двойной стандарт — широко практикуются во многих культурах. Как отмечает И. С. Кон (1988) в своей книге «Введение в сексологию», мужчинам добрачные связи разрешаются во всех пермиссивных (терпимых) бесписьменных обществах, а в остальных их просто стараются не замечать. Женщинам добрачные связи разрешены в половине первобытных обществ, еще часть из них втайне терпимо относится к таким связям. Этот же автор приводит данные, по которым внебрачные связи женщин допускаются в двух-трех пятых бесписьменных обществ и практически во всех — для мужчин. Брачные системы человека, таким образом, являются лишь частью общей репродуктивной стратегии, а внебрачная сексуальная активность должна рассматриваться как дополнительный компонент его репродуктивной тактики (Fisher, 1989). Типы брачных и внебрачных связей во многом определяются экономическими, производственными и родственными отношениями, распространенными в конкретном обществе, набором культурных и религиозных норм, предписывающих определенные стереотипы поведения для женщин и мужчин. Нормы сексуального поведения могут значительно варьировать даже в пределах одной культуры для разных категорий людей (Кон, 1988). Все эти данные свидетельствуют о том, что у человека существует, по всей вероятности, определенная предрасположенность к практике тех или иных стратегий полового поведения. Однако в каждом конкретном обществе она подвергается значительной трансформации и видоизменяется в соответствии с моральными нормами. Вместе с тем социальные устои общества оказываются неспособными полностью скорректировать биологические особенности человека и его психические установки. Этим обстоятельством и объясняются расхождения между официальной моралью общества и неофициальной практикой сексуальных связей, существующие во многих человеческих культурах.

Истинная моногамия — наименее типичная из стратегий полового поведения у человека современного вида, если классификацию систем сексуальных отношений проводить не только с учетом распространенных типов половых контактов, но и принимать во внимание практику, потенциально допустимую нормами данного общества (Kinzey, 1987).

Можно ли в таком случае говорить о наиболее распространенном типе репродуктивных отношений у человека? Как мы уже видели ранее, моногамия (пожизненная) в реальной действительности достаточно редко практикуется человеком. Ошибочно было бы также считать, что для Homo sapiens преобладающим способом репродуктивных отношений является полигиния. 84% из 753 человеческих обществ, описанных Г. Мердоком в «Этнографическом атласе», допускают полигинию (Murdock, 1967). Однако при ближайшем же рассмотрении оказывается, что в большинстве из них лишь 10% мужчин реально ее практикуют. Такая форма брачных отношений ассоциируется с высоким уровнем благосостояния и высоким социальным рангом. Сравнительные кросс-культурные данные показывают, что и мужчины и женщины предпочитают все-таки формировать устойчивые сексуально-социально-экономические отношения лишь с одним партнером в конкретный промежуток времени (Daly, Wilson, 1983), т. е. предпочтительной формой брачных отношений у человека, по-видимому, является сериальная моногамия (Fisher, 1989).

Сериальная моногамия дает ряд преимуществ по сравнению с другими типами репродуктивных отношений и отбиралась в процессе эволюции рода Homo. Она была тесно сопряжена с формированием целого комплекса морфофизиологических особенностей человека. Как ни удивительно, однако чувство любви, по данным ряда авторов, тесно сопряжено с нейрофизиологическими процессами в человеческом организме (Money, 1980). Фаза привлекательности тесно сопряжена с понижением пороговой чувствительности (повышение восприимчивости) нервных

окончаний, находящихся в лимбической системе, к фенил-этиламину или другому нейромедиатору. В этой фазе сексуальная возбудимость самая высокая.

Со временем чувствительность к нейромедиатору снижается, в этот период происходит снижение привлекательности объекта сексуального поведения. Таким образом, существуют психические и биологические основы для развития любви у человека. Выделение фазы привлекательности и фазы угасания в любви физиологически обусловлено (Money, 1980). Как показано некоторыми исследователями, пик привлекательности приходится на второй-третий годы супружеской жизни, после чего следует период угасания. Данные нейрофизиологии проливают свет на причины, по которым основная масса разводов приходится на четвертый год брака (Fisher, 1989).

Вместе с тем замечено, что средняя продолжительность браков четко совпадает с длительностью интервалов между родами в традиционных обществах. Последнее обстоятельство позволило Фишер предположить, что четырехлетний период существования постоянной моногамной пары представляет собой пережиток адаптации, сыгравшей существенную роль в эволюции гоминид, обусловленной теми же биологическими причинами, что и моногамия у птиц и хищных животных. Основная цель ее — выращивание одного зависимого детеныша в период его кормления грудью.

У гоминид в отличие от понгид детеныш появляется на свет совершенно беспомощным, а период его младенчества существенно удлиняется. Последнее обстоятельство связано с коренными преобразованиями в морфологии — увеличением размеров мозговой капсулы, переходом к двуногому способу локомоции. К сожалению, в настоящее время невозможно дать однозначный ответ на вопрос, в какой именно момент гоминидной эволюции возникло устойчивое парное объединение самца с самкой, поддерживаемое на период заботы о младенце, и в какой период парные связи стали ведущим типом репродуктивной стратегии. Австралопитековые формы (например, из Таунга), по-видимому, еще не обладали гоминидным типом замедленного созревания (Conroy, Vannier, 1987). Палеоодонтологические материалы свидетельствуют о том, что процесс созревания мог замедлиться на стадии Homo erectus или даже позднее (Bromage, Dean, 1985). Предки человека на разных стадиях эволюции обладали в разной степени выраженным половым диморфизмом. У Homo habilis половой диморфизм, по всей вероятности, достигал значительных размеров. Эти гоминиды по данному признаку мало отличались от Austrolopithecus africanus. В то же время у Homo erectus произошло снижение полового диморфизма до уровня, сопоставимого с существующим в современных популяциях человека. Все эти данные, казалось, могут свидетельствовать об определенных изменениях в преимущественном типе репродуктивных отношений у гоминид — переходе от полигинии к сериальной моногамии.

Следует, однако, возразить, что, хотя половой диморфизм и был выражен у ранних гоминид сильнее, чем у современного человека, ошибочно было бы считать наличие признаков полового диморфизма у первых критерием, достаточным для постулирования гаремного типа в качестве основных репродуктивных структур на этом этапе эволюции. На всех этапах гоминизации скорее следует предполагать одномоментное существование различных типов половых отношений — полигинии и полиандрии наряду с возникновением практики временно существующих парных связей, причем в разные периоды времени распространение этих типов могло варьировать.

У низших узконосых обезьян (и еще более отчетливо у антропоидов) прослеживается тенденция к избирательности социальных и сексуальных контактов и образованию пар, существующих достаточно длительное время в пределах большой мультисамцовой группы (Fisher, 1989; Nadler et al., 1986). Важное значение для появления диморфизма играет половой отбор, причем ведущая роль в этом процессе отводится не конкуренции между самцами за доступ к рецептивной самке, а избирательности самки в поисках половых партнеров. Существенное значение в определении выбора самки могут иметь фенотипические признаки самца, связанные с особенностями его морфологии, и поведенческие характеристики (способность проявлять отцовскую заботу, защищать самку и ее детенышей, терпимо относиться к предыдущему отпрыску самки) (Partridge, Endler, 1987). Половой диморфизм у Homo habilis вряд ли возник вследствие интенсивной межсамцовой конкуренции. Его, скорее, следует рассматривать как результат полового отбора, связанного с избирательностью самки и ее стремлением к образованию устойчивых социальных отношений с конкретным партнером. Снижение полового диморфизма на уровне Homo erectus, возможно, свидетельствует в пользу изменения направленности действия полового отбора, происшедшего вследствие перестройки общей ориентации самок при выборе самца. В качестве критериев на этом этапе ведущую роль могли играть способности самцов к расширению сферы применения орудий и усовершенствованию способов защиты от хищников, к добыче пищи путем коллективной охоты. А сила и размеры самцов могли стать второстепенным критерием отбора в сторону формирования временно существующих моногамных пар. Существенное влияние в ориентации на моногамию, по всей видимости, оказывало развитие отчетливой избирательности в поддержании длительных дружелюбных связей самок с конкретными самцами. Как известно благодаря наблюдениям за шимпанзе в естественной среде обитания, самцы имеют обыкновение делиться мясом с самками, с которыми они находятся в дружелюбных отношениях (Boesh, Boesh, 1989). Сходные тенденции к предпочтительным дружелюбным контактам с конкретными неродственными самками вне зависимости от их социального статуса, к избирательности самцов при защите

самок от нападения других особей, к терпимости на пищевых площадках отмечены нами у бурых макаков. Об этом же свидетельствуют данные, полученные при наблюдении за павианами анубисами (Anderson, 1989). Исходная избирательность дружелюбных контактов между особями противоположного пола могла явиться необходимой базой для формирования парных связей, устойчивых во времени. Подобные ситуации описаны для группы павианов анубисов (Anderson, 1989). Вместе с тем сексуальные взаимодействия часто служат исходной базой для развития и формирования длительных аффилиативных связей между партнерами противоположного пола. Сексуальные контакты способствуют внедрению пришлых особей в общую структуру группы и упрочению их положения. Известно, к примеру, что в сообществах у шимпанзе самки часто присоединяются к новой группе, находясь в состоянии эструса. По всей видимости, в сообществах у приматов малознакомая особь является более привлекательным сексуальным партнером (сходные тенденции отмечают и в популяциях современного человека). Можно, по всей видимости, говорить о врожденной предрасположенности к повышению сексуальной возбудимости в направлении незнакомых партнеров.

В группах бурых макаков прослеживались отчетливые различия между направленностью устойчивых тесных дружелюбных связей между самцом и самкой и предпочтительной сексуальной ориентацией самцов, т. е. самки, с которыми самец находился в тесных дружелюбных отношениях; не являлись наиболее частым объектом его полового поведения.

В целом, как показывают наблюдения за видами приматов, живущих мультисамцовыми группами, можно выделить несколько «правил» взаимосвязи между социальным и сексуальным поведением во взаимоотношениях членов группы противоположного пола. С одной стороны, повышенная сексуальная привлекательность незнакомых особей является этологическим механизмом, способствующим включению пришельца в систему группы, с другой стороны, известно, что в группах, постоянных по составу (например, у павианов анубисов, разных видов макаков), самцы могут также практиковать стратегию предпочтительных сексуальных контактов с самками-друзьями, с которыми они предпочитают проводить бóльшую часть времени. Для формирования длительно существующих связей между особями противоположного пола необходимы прежде всего аффилиативные тенденции, а не сексуальные. По всей видимости, у гоминид самцы и самки не ограничивали сексуальные связи одним постоянным партнером. Помощь конкретной самке, защита ее и детеныша осуществлялись самцами-друзьями. Сексуальность не может рассматриваться в качестве ведущей основы для формирования семьи и поддержания парного образа жизни на более поздних этапах эволюции гоминид.

В пользу гипотезы о распространении сериальной моногамии на указанном этапе эволюции гоминид свидетельствует тот факт, что она дает ряд преимуществ по сравнению с пожизненной моно-

гамией или полигинией как для мужчин, так и для женщин. Женщина, не удовлетворенная помощью и заботой мужчины, может найти себе более подходящего партнера. Мужчина же, вступая в серию парных союзов, получает шанс приобрести более молодых партнерш, способных родить потенциально более здоровых детей (Kinzey, 1987). И мужчины и женщины, имеющие детей от разных партнеров, обеспечивают возможность большей генетической вариабельности в своей линии. Общества с нуклеарным типом брачных отношений существенно отличаются друг от друга по использованию родственных связей (Kinzey, 1987); для нуклеарных семей охотников-собирателей характерны развитые пространственные сети родственных отношений, а в современных западных обществах родственные связи существенно ограничены. Сериальная моногамия со средним периодом существования пары, равная четырем годам, сочетается в сообществах охотников-собирателей с активным участием других членов коллектива в заботе и воспитании детей старше четырехлетнего возраста и с выраженной тенденцией у детей в этом возрасте проводить много времени в группах со своими сверстниками. Высокий процент кросс-культурных феноменов усыновления детей постгрудничкового возраста отражает, возможно, универсальную человеческую социальную тенденцию к расширению обязанностей по воспитанию и заботе о подрастающем поколении между биологическими родителями ребенка и другими членами данного общества. Способность к поддержанию взаимоотношений с родственными или неродственными особями являет собой значительное адаптивное преимущество и представляет стратегию, направленную на усиление заботы о потомстве, повышающую вероятность выживания детенышей. Этот феномен объясним в рамках группового отбора и отражает общие закономерности взаимодействия особей в пределах социальных структур: выраженную роль нуклеарной семьи в выращивании грудного ребенка, передачу функций дальнейшего воспитания другим членам коллектива, прежде всего родственникам. С психологической точки зрения, воспитание полноценного члена группы требует его общения с определенным кругом лиц в конкретные периоды онтогенеза. Это условие полностью соблюдается в коллективах охотников-собирателей. На первом этапе жизни этот круг ограничивается в основном родителями; в детском возрасте общение осуществляется со сверстниками; в подростковый период происходит активная социализация, ребенок общается с другими взрослыми членами группы. Напомним, что сходные особенности процесса социализации имеют место и в группах у приматов. В современных индустриальных обществах прослеживается тенденция к существенному ограничению родственных связей. Она сочетается с параллельным расширением семейных социальных отношений за счет неродственных особей (крестные родители, клубы, близкие друзья, школа и т. д.), которые можно рассматривать, по-видимому, как компенсаторную стратегию, направленную на расширение социальных связей за рамки отдельной брачной пары.

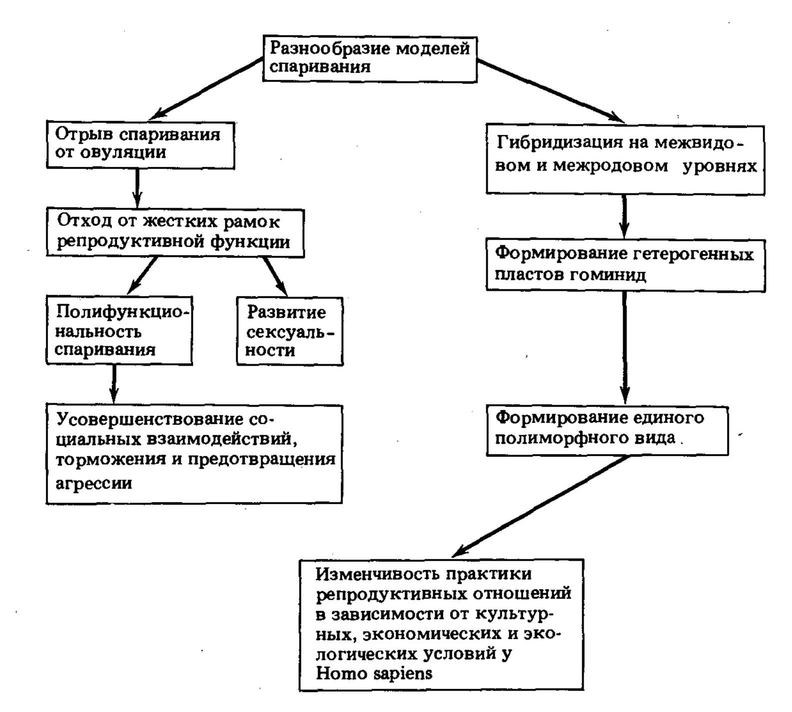


Рис. 9. Схема эволюции сексуального поведения и его связей с социальной активностью у гоминид (по Дерягиной, Бутовской, 1992)

Подводя итоги, следует сказать, что для гоминид, по всей вероятности, было характерно значительное разнообразие моделей спаривания (рис. 9). В пределах одной группы могли наблюдаться промискуитетные полигамные и моногамные взаимоотношения. Уже на ранних этапах эволюции гоминид половое поведение перестало ограничиваться только репродуктивной функцией. Роль сексуального поведения существенно возросла (отчетливые предпосылки к этому явлению наметились уже у приматов). Способность самок к размножению в течение года и исчезновение признаков рецептивности существенным образом способствовали развитию сексуальности и поддержанию сексуальных контактов самцов с самками вне цели репродукции. Половое поведение у гоминид тесно переплетается с их ежедневной социальной активностью, а элементы полового поведения могут применяться для предотвращения и торможения агрессии, установления и налаживания дружелюбных отношений (см. рис. 9).

Существенное разнообразие моделей спаривания в комплексе со значительной вариабельностью элементов социального поведения и коммуникации, по всей вероятности, сыграли важную роль в размывании межвидовых барьеров у гоминид на всех этапах эволюции, что в дальнейшем привело к формированию единого полиморфного вида — Homo sapiens.

СОЦИАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ГРУППОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ПРИМАТОВ

1. НИЗШИЕ УЗКОНОСЫЕ ОБЕЗЬЯНЫ

Анализ поведения современных приматов в комплексе с палеоантропологическими и палеоэкологическими материалами является важным источником информации о возможном типе групповой организации и внутристадных отношениях у ранних гоминид (Алексеева, 1978; Бунак, 1980; Tembrock, 1983).

Реконструкцию структур и функций группового поведения ранних гоминид, по нашему мнению, целесообразно проводить путем комплексного анализа приматологических и этнографических данных. При этом естественно предположить большее сходство уровня развития группового поведения ранних гоминид с уровнем крупных антропоидов, нежели с пусть даже самыми примитивными племенами, являющимися представителями Homo sapiens — человека современного вида. Ранние гоминиды имели большее морфологическое сходство с предковыми антропоидными формами, чем с человеком современным, уже претерпевшим сложный процесс биологической и социальной эволюции (Хрисанфова, 1987).

Тип групповой организации и размеры групп значительно варьируют у близких, а зачастую и внутри одного и того же таксона приматов (Clutton-Brock, 1974; Clutton-Brock, Harvey, 1978). Например, для павианов анубисов типичной групповой организацией является мультисамцовая группа, а для близкородственного вида — павианов гамадрилов — односамцовая гаремная группа (Фридман, 1979). Исследователями-приматологами не раз отмечалось, что размеры группы и сам тип групповой организации подвержены значительным колебаниям (вариациям), связанным с экологическими факторами: сезоном, обилием или нехваткой корма, ограничением водных ресурсов (Crook, Gartlan, 1966). Социальная организация одного вида приматов может варьировать в зависимости от местообитания каждой группы. У зеленых мартышек, павианов анубисов, шимпанзе разные типы социальной организации наблюдались в условиях влажных тропических лесов, лесосаванны, саванны (Kummer et al., 1985; Lee, 1984; Rowell, 1966; Struhstaker, 1969). В местности с более сухим и жарким климатом шимпанзе образуют более компактные, четче оформленные группы, чем в условиях тропических лесов. В засушливых районах состав групп оставался в значительной мере постоянным на протяжении четырех лет, группа насчиты-

вала около 30 особей. Размеры ее территории в 10—20 раз превосходили норму. По данным других авторов, соотношение полов в группе зеленых мартышек в более засушливой местности смещается в сторону увеличения количества самок и снижения числа самцов в группе (Gartlan, Brain, 1968). В лесной местности группы зеленых мартышек характеризуются большей дисперсностью и меньшими размерами, при переходе к обитанию в саванне их групповая структура изменяется и становится близкой по типу к односамцовой структуре павианов гамадрилов, геллад, гусаров. Конкретные изменения соотношения полов в группе в зависимости от экологических условий приведены в работе Б. Ардрих-Блейка и Х. Данбара (Ardrich-Blake, Dunbar, 1971).

Увеличение доли самок в группе у обезьян при переходе к жизни в более открытой и засушливой местности отмечено и другими авторами (Paterson, 1973).

По-видимому, во многом структура стада обезьян и отношения между ее членами зависят от экологических факторов. Так, павианы анубисы в Уганде живут в лесу или лесосаванне, где не ощущается недостатка в пище и она довольно равномерно распределена по площади. Животные обычно насыщаются за 30—60 минут кормления. Затем они отдыхают, ласкают друг друга, чистят кожу и т. п. При передвижении они не бросают отставших животных. Кто-нибудь из членов стада садится и поджидает их.

В Кении павианы анубисы обитают в саванне, более бедной пищей, чем лес или лесостепь. Чтобы прокормиться, им необходимо пастись почти непрерывно в течение всего дня и осваивать бóльшую площадь, чем анубисам Уганды. Примерно равные по размерам стада анубисов Уганды и Кении осваивают соответственно площадь в 2 и 15 кв. миль. Анубисы Кении никогда не ждут отставших животных, последние становятся добычей для хищников и гибнут. Контактов между животными в стаде анубисов Кении гораздо меньше, чем Уганды.

Несколько иные по конкретному воплощению, но сходные типологически различия зафиксированы у мартышек Уганды и Кении, живущих в тех же природных зонах, что и анубисы, т. е. соответственно в лесу и саванне. У мартышек Уганды нет ни выраженной территориальности, ни иерархической структуры, ни столкновений между самцами, последние часто передвигаются из стада в стадо. Напротив, у мартышек Кении, живущих в более бедной и опасной для обитания среде, чем лес, т. е. в саванне, существуют и иерархическая структура, и территориальность, т. е. защита стадом своей территории и конфликты из-за самок.

Очевидно, что представления о фиксированном, одновариантном типе групповой организации для каждого вида неверны (Kaplan, 1977; Ohawa, Dunbar, 1984). Логичнее говорить о существовании определенной, характерной для вида нормы реакций в плане проявления типа групповой организации. Последнее в значительной мере зависит от влияния внешних экологических условий. При этом, однако, нужно иметь в виду, что отмеченная в ряде случаев тенденция к взаимосвязи типа социальной организации с определенными условиями обитания, типом питания и т. д. осуществляется далеко не всегда.

Эволюцию групповой организации приматов, по-видимому, ошибочно представлять в виде условного, восходящего ряда от парного образа жизни к сложному мультисамцовому стаду, включая дисперсные сообщества типа шимпанзе (Eisenberg et al., 1972; Southwick, Siddiqi, 1974). В пределах сходного филогенетического уровня развития у приматов существуют различные типы групповой организации. Например, у антропоидов: парная семья, гаремные группы, мультисамцовые группы, группы самцов-холостяков, дисперсные сообщества (Шаллер, 1971; Galdikas, 1985; Goodall et al., 1979; MacKinnon, 1974).

Объединения из одного самца и одной самки с детенышами встречаются у древесных видов обезьян — гиббонов и многих видов полуобезьян (лемуров, долгопятов). Такие нуклеарные объединения, как правило, строго территориальны и не образуют стад. Напротив, гаремы особенно характерны для наземных обезьян, живущих в открытой местности. В интересах защиты от хищников гаремы объединяются в более или менее крупные стада численностью от нескольких десятков до нескольких сотен голов каждое. Исключение составляют маленькие быстро бегающие, которые живут отдельными гаремами, так как не защищаются при нападении хищников, а спасаются бегством. Гаремы характерны для многих видов обезьян: мартышек мона, диана, красноухих, для гусаров, колобусов, гелад, гамадрилов и т. д. (Fox, 1975). У большинства видов гаремы время от времени складываются и распадаются. Устойчивым и продолжительно существующим является лишь состоящее из них стадо. Его формообразующими элементами служат те же половозрастные группы, что и в стаде со многими самцами, а именно зрелые самцы, самки и молодняк, периферийные самцы (обычно это самцы не в расцвете сил) (Chance, Jolly, 1972). Вместе с тем у павианов гамадрилов и гелад гаремные группировки часто, хотя и не всегда, существуют годами.

Мультисамцовые группы характерны для самого наземного из всех видов лемуров — кошачьего. Ядро группы у него образуют самки. Самки же доминируют над самцами и часто являются лидерами мультисамцовых групп (Taylor, Sussman, 1985). Стада со многими самцами наблюдаются у Cercocebus alligena, Gercopithecus aethiops, Cercopithecus gabaenus, Cercopithecus talopin, Macaca fuscata, Macaca mulatta, Macaca silenus, Macaca radiata, Macaca irus, Papaio papaio, Papaio anubis, Papaio cynocephalus, Papio ursinus (Fox, 1975). Стада, включающие гаремы, и стада со многими самцами сходны в том отношении, что в тех и других есть доминирующий самец или иерархия доминирования из нескольких самцов. Статус самок, как правило, ниже статуса любого взрослого самца группы. Исключение составляют кошачьи лемуры и гусары (Taylor, Sussman, 1985).

В то же время стада с одним и многими самцами различаются по наличию или отсутствию более или менее постоянной связи самцов с самками, устойчивых генеалогических групп в составе стада.

Ранее считалось, что в гаремах есть в какой-то степени постоянный союз самок с определенными самцами, но нет разветвленных генеалогических групп, а в стадах со многими самцами нет распределения самок по самцам, четко выраженных «союзов» определенных самок с определенными самцами, в потенции «все самки принадлежат всем самцам». Зато в стадах со многими самцами есть устойчивые генеалогические группы (Fox, 1975). В настоящее время становится очевидным, что социальная организация группы не отражает основные характерные черты репродуктивной системы вида. Это особенно важно представлять, когда речь идет о видах, живущих односамцовыми (гаремными, как их часто называют в литературе) группами. Многолетние исследования зеленых мартышек и гусаров в природе показали, к примеру, что самец-лидер не способен обеспечить контроль за спариванием самок в сезон размножения и бóльшая часть спариваний происходит на периферии группы с другими самцами (Rowell, Chism, 1986). Часто вообще в этот период односамцовая группа превращается в мультисамцовую, а система спаривания по сути приближается к промискуитетной. Таким образом, односамцовая группа не всегда соответствует гаремной системе спаривания. Весьма вероятно, что последняя представляет собой скорее исключение, чем правило, и у павианов и у горилл, живущих односамцовыми группами. Отчетливо выраженный половой деморфизм у этих видов не является следствием соревнования самцов за доступ к максимальному числу рецептивных самок, а скорее связан с обеспечением защиты группы от хищников и рядом других причин (Rowell, Chism, 1986).

Гаремная система спаривания имеет и весьма ограниченные рамки даже у такого вида, как павианы гамадрилы, хотя в популярной литературе часто можно встретить упоминание о борьбе самцов этого вида за обладание максимальным количеством самок и исключение более слабых соперников из спаривания. В действительности число самок в гареме не превышает четырех-пяти, соотношение полов в стаде 1♂/1,8♀♀, а в размножении принимают участие практически все взрослые самцы (Чалян, Мейшвили, 1989б).

Накапливается все больше фактов в пользу того, что у многих видов обезьян от низших — мартышек и макак до высших — шимпанзе и горилл более или менее отчетливо проявляется тенденция к спариванию вне натального стада. У зеленых мартышек, японских макак и макак резусов, павианов (кроме гамадрилов) эта тенденция выступает или в форме постоянного ухода достигших зрелости самцов в одно из соседних стад, или во врéменном уходе только для спаривания с последующим возвращением в натальное стадо.

В одной из групп мартышек в период с 1 апреля 1963 г. по 1 мая 1964 г. постоянно был один самец и еще четыре приходили и уходили. При этом постоянный самец спарился за указанный тринадцатимесячный срок только один раз, два приходящих спарились соответственно 11 и 4 раза, а два самца ушли в другую группу и в наблюдаемой группе в указанный выше период не спаривались. Таким образом, у изучавшихся Дж. Гартланом и К. Брейном церкопитековых обезьян преобладали междустадные половые связи (Gartlan, Brain, 1968).

По данным Т. Ровэлл, в течение пяти лет наблюдавшей за тремя стадами павианов Уганды, у них не было ни одного самца, который хотя бы один раз не перешел из одного стада в другое. У макаков самки устойчиво сохраняют принадлежность к стаду, самцы же японских макаков и макаков резусов, достигая половой зрелости, уходят из своего стада и некоторое время (до нескольких лет) живут в изоляции, затем обычно не возвращаются в стадо, где они выросли, а присоединяются к другому. Согласно наиболее принятым объяснениям этого явления оно связано с более слабыми контактами со стадом самцов, чем самок, с напряженностью в отношениях достигшего зрелости молодняка с самцами, уже занявшими определенное положение в стаде, или же с тенденцией самцов к разрыву со своим родным стадом с последующим возможным присоединением к другому стаду. Такая смена стада обеспечивает обмен генным материалом между стадами и, возможно, позволяет также обмениваться вновь приобретенными навыками.

Обобщившая данные об этих и других различиях Т. Роуэлл, на наш взгляд, закономерно ставит вопрос о том, что, может быть, вообще нет «такой вещи, как нормальная» структура организации данного зоологического вида и ее нельзя описывать без описания условий существования данной структуры (Rowell, 1967).

Численность стада и его половой состав тоже зависят от условий жизни. Так, в районах неаридной саванны с богатыми пищевыми ресурсами численность стада павианов в среднем составляет 40—50 голов. Число самок лишь немногим превышает число самцов (среднее соотношение 1,3:1). В более бедных пищей районах это соотношение доходит до 3:1. Вот, например, состав одной из групп павианов, живущих в Кении. Всего в группе 41 обезьяна, в том числе самцов 5, самок 12, неполовозрелого молодняка 24. Если учитывать его, то в группе окажется равное число самцов и самок, но половая зрелость у самок наступает раньше, чем у самцов, и поэтому взрослых самок больше, чем взрослых самцов. Что касается организации стада, то у павианов неаридной саванны она сочетает систему доминирования с ограниченным промискуитетом. Только в полупустыне на воле или в зоопарках, т. е. в экстремальных условиях, обезьяны, в первую очередь гамадрилы, организуют гаремы. Как уже отмечалось выше, гарем представляет собой форму организации обезьян,

приспособившихся к особым неблагоприятным условиям обитания. Она несет в себе черты крайней специализации, обеспечивая, в частности в условиях полупустыни, продолжение вида при наименьшей численности популяции и минимальном давлении на кормовую базу за счет уменьшения численности самцов.

Анализ демографических параметров стад абхазской, арабской и эфиопской популяций павианов гамадрилов показал, что процентное соотношение взрослых самцов к самкам было ниже в Аравии по сравнению с популяциями из двух других местностей (Чалян, Мейшвили, 1989а; Kummer et al., 1985). В стаде павианов гамадрилов Гумистинского заказника через 12 лет после его образования было выявлено сходство по структуре и соотношению полов с эфиопскими популяциями.

Павианы гамадрилы независимо от экологических условий в качестве элементарной социальной единицы имели односамцовые полигинные группы, причем гаремы представляли собой постоянные образования. Как показали исследования В. Чаляна и Н. Мейшвили, парные связи самцов с самками длятся в среднем 5,25 года, хотя нередки все же случаи перехода самок в гаремы других самцов (32,8% всех парных связей).

Несмотря на очевидное постоянство основных социальных структур, анализ данных по изученным группам в эфиопской, аравийской и абхазской популяциях позволил предположить существование различных механизмов, лежащих в основе формирования односамцовых ячеек. Если в Эфиопии полигиния основывалась на агрессивной конкуренции самцов за самку, то в Саудовской Аравии и Абхазии она являлась следствием выраженной избирательности в выборе партнера со стороны самки. В Саудовской Аравии отношения между самцами были более дружественными и свободными, чем в Эфиопии, а настоящие драки происходили не чаще, чем между самками. Молодые самки из Гумистинского заказника (Абхазия) образовывали первичные единицы последовательно с несколькими самцами (в среднем с двумя-тремя), прежде чем окончательно перейти в какой-то определенный гарем.

Следует сказать также, что число самок в гаремных единицах редко превышало четыре-пять. Нам представляется исключительно важным подчеркнуть следующий факт: в размножении в стадах павианов гамадрилов, по всей вероятности, участвуют практически все взрослые самцы стада, о чем свидетельствуют исследования В. Чаляна и Н. Мейшвили (1989). Индивидуально варьируют лишь возраст самцов в момент образования стада и размеры гарема. Существенное значение имеют, по всей видимости, родственные связи самцов и их принадлежность к какому-нибудь клану.

Обезьянье стадо, состоящее из гаремов, может достигать значительных размеров, до 700 особей, но координация совместных действий существенно затруднена. В этом его отличие от стада павианов сфинксов, анубисов, чакма, которое по численности не превышает обычно нескольких десятков особей, но зато представляет единую структуру.

И все же есть основания думать, что существование объединений с одним или многими самцами, как правильно отмечает Р. Фокс, связано не только с экологическими, но и с филогенетическими причинами. Так, у двенадцати видов церкопитековых обезьян — гаремы, и только у трех — стада со многими самцами; из пяти видов павианов гаремы есть только у одного вида, а у остальных — стада со многими самцами; ни у одного из видов макаков нет гаремов, а только стада со многими самцами. В то же время у некоторых видов обезьян (колобусов, мандрилов и др.) в разных популяциях одного вида наблюдаются оба названных типа организации в зависимости от условий обитания. При этом переход от системы со многими самцами к гаремам характерен для особо трудных и нетипичных для данного вида условий, когда самцы изгоняются из стада, чтобы больше пищи досталось молодняку (Fox, 1975). На наш взгляд, подобные перемены от стад со многими самцами к гаремам или к стадам с уменьшенным числом самцов могут быть формой адаптации к неблагоприятной природной среде только у животных, питающихся исключительно растительной пищей.

С точки зрения теории социоэкологии, размеры социальной группы определяются в первую очередь размерами участков, характером распределения пищевых ресурсов на этих участках, а также прессом, который группа испытывает со стороны хищников. Эта теория, однако, не в состоянии объяснить причины существования односамцовых групп гаремного типа у P. ursinus, живущих в горных районах, резко отличных от традиционных мультисамцовых групп этого вида, обитающих в иных экологических условиях (Byrne et al., 1987). В горных районах уменьшению общих размеров группы способствует целый ряд факторов: уменьшение опасности нападения хищников; предположительное снижение скорости размножения с высотой; склонность самок оставаться на знакомой территории. В условиях, когда размеры территории не могут превышать определенный максимум, неизбежно должно происходить уменьшение размеров группы; существенную роль играет и экономия энергии на передвижение — в горных районах группы должны иметь небольшие размеры, если хотят получать достаточно пищи, без значительных ежедневных переходов.

Матрилинейность у павианов играет существенную роль как интегрирующий фактор в поддержании социальной структуры. Размеры матрилиний и потребность в поддержании постоянных контактов с родственниками по материнской линии играют исключительно важную роль в определении допустимых размеров группы. В условиях пониженной скорости размножения в горных районах сокращаются размеры матрилиний, что в конечном итоге проявляется и в общем уменьшении размеров группы. Таким образом, условия среды выступают основным ограничи-

телем размеров группы у этого вида павианов. Что же касается причин, по которым группы содержат только одного взрослого самца, то они могут быть связаны с выраженным половым диморфизмом, так как наличие большого числа самцов в группе может однозначно отрицательно сказаться на доступе самок к пищевым ресурсам со всеми вытекающими отсюда последствиями. Образование гаремных групп в этих условиях может происходить не вследствие усиления конкуренции за повышение репродуктивного успеха самцов, за доступ к большому числу самок: в горных районах это соревнование принимает форму «пастьбы» самок, агрессивные контакты самцов обычно отсутствуют (Byrne et al., 1987). Наличие в группе одного самца, осуществляющего необходимые функции защиты самок и их детенышей от хищников, защиты территории от чужаков, репродукции влечет за собой и ограничение количества взрослых самок в ее составе.

Большие размеры стада у приматов встречаются, как правило, в местах, изобилующих крупными хищниками. В районах, где такая опасность отсутствует, стада обычно дробятся на маленькие группы. Эта тенденция отмечена у павианов чакма, живущих в окрестностях Йоханесбурга, и у павианов анубисов в Эфиопии (Hamilton, 1984). Причина такой фрагментаризации стад кроется в процессах конкуренции особей за пищевые ресурсы. Низкоранговые самки вследствие дробления стада получают существенные преимущества в виде облегченного доступа к пище. В этих условиях снижается и давление отбора на конкурентные отношения самцов за репродуктивный успех. В малых группах появляются благоприятные условия для создания постоянных социальных единиц. Основываясь на указанных выше закономерностях, связанных с дроблением групп, описанным для некоторых видов приматов, М. Гамильтон предлагает фрагментаризационную гипотезу, объясняющую эволюционное преобразование исходного мультисамцового стада приматов в социальную организацию человека (Hamilton, 1984). Он считает, что условия малых групп стимулировали образование постоянных парных гетеросексуальных ассоциаций, локализовывали направленность отцовской заботы, а это было особенно важно при возрастании периода зависимости детеныша от родителей. Очевидные, с точки зрения автора гипотезы, преимущества фрагментаризации стада могли сыграть решающую роль в эволюции социальной организации гоминид. А малые группы — семейные единицы стали основным звеном в структуре стада при появлении простейшего оружия, например заостренной палки, служащего эффективным индивидуальным средством защиты от хищников. Фрагментаризация стада, таким образом, снизила остроту конкуренции самцов за доступ к самке и дала относительно равные возможности оставить потомство особям разного социального статуса, а усиление заботы обоих родителей о детях повышало вероятность выживания последних.

Анализ демографических данных на протяжении длительного времени в пределах одной и той же популяции у приматов может оказать, несомненно, важное влияние на наши представления относительно характера вторичного соотношения полов в популяциях ранних гоминид и протогоминид. В этой связи показательны материалы девятилетних наблюдений за колонией макаков резусов на Кайо-Сантьяго, проведенных Р. Ролинзом и М. Клостером (Rowlins, Kloster, 1986). По их данным, среднее соотношение полов ♂/♀ равнялось 1,08 и варьировало в пределах 0,86—1,46. Матрилинии этой колонии значительно не отличались между собой по указанному параметру. Важным моментом с нашей точки зрения является обнаруженная у резусов закономерность сдвига вторичного соотношения полов в сторону рождения самцов у матерей в возрасте 5—9 лет.

Вследствие существования большого разнообразия типов групповой организации в пределах единого филогенетического уровня некоторыми исследователями был сделан вывод о невозможности восстановления типа групповой организации ранних гоминид по данным приматологии (Wilson, 1975). Подобное заключение было бы правомерно лишь в том случае, если рассматривать эволюцию, групповой организации с учетом одних только экологических факторов, руководствуясь критерием полной адаптивности этого показателя. С нашей точки зрения, анализ группового поведения приматов может не только способствовать разрешению противоречий между реально существующим и теоретически ожидаемым в конкретных условиях среды, при определенном типе питания типом групповой организации, но в значительной мере позволяет определить, какой из типов способствует оптимальному всестороннему проявлению показателей группового поведения в рамках конкретного качественного уровня.

АНТРОПОИДЫ. ОРГАНИЗАЦИЯ И ГРУППОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Из ныне живущих приматов наиболее близкими родственниками человека как в анатомическом, так и в биохимическом плане являются шимпанзе. Хотя многие популяции шимпанзе живут в лесу или в местах с мозаичными биоценозами, где перемежаются лес, кустарниковые заросли и участки степной растительности, некоторые популяции, занимающие границы ареала обитания шимпанзе, существуют в условиях жаркой, сухой и открытой саванны, где встречаются лишь отдельные маленькие группы деревьев (McCrew et al., 1981). Следовательно, отдельные популяции шимпанзе обитают в таких природных условиях, в которых жили древнейшие африканские плио-плейстоценовые гоминиды, например хадарский гоминид. По-видимому, эти гоминиды, так же как современные шимпанзе и гориллы, были древесно-наземными существами и вели стадный образ жизни (Peters, 1979; Susman et al., 1984).

Такими же или почти такими же близкими родственниками человека, как шимпанзе, являются обитатели тропических лесов Африки гориллы. В настоящее время приматологи выделяют три подвида гориллы: западная долинная горилла (Gorulla gorilla gorilla), обитающая в Экваториальной Африке (Камерун, Центральная Африканская Республика, Конго, Экваториальная Гвинея, Габон); восточная долинная горилла (G. g. graueri), живущая в Заире и Уганде; восточная горная горилла (G. g. beringei), обитающая на границе Уганды, Заира и Руанды (Fossey, 1982; Graves, 1967; Nadler et al., 1986).

Другой крупный антропоид, уже не африканский, а азиатский — орангутан значительно дальше стоит от человека по анатомическим и биохимическим показателям, чем шимпанзе и гориллы. Орангутан — обитатель леса, древесное существо, ведущее «одиночный» образ жизни. Парные союзы он образует лишь на короткое время для спаривания (Nishida, 1979). По всем этим особенностям орангутан резко отличается от прегоминид и древнейших гоминид, которые, судя по археологическим данным, жили в лесосаванне группами по нескольку десятков особей и вели если не полностью, то в основном наземный образ жизни.

Поэтому, на наш взгляд, анализ организации и поведения шимпанзе и горилл, особенно их лесосаванных популяций, может много дать для создания гипотетической модели праобщества древнейших гоминид. Мы согласны с теми исследователями, кто полагает, что высокоразвитое сложное социальное поведение древних высших приматов, пластичность их психики (а они в этих отношениях вряд ли отличались от современных африканских антропоидов) были важными факторами гоминизации (Tembrock, 1983, 1987).

При любых реконструкциях ранних этапов антропосоциогенеза на основе приматологических данных приходится, правда, иметь в виду то обстоятельство, что отдельные аспекты организации шимпанзе и горилл, характер внутри- и межгрупповых связей пока недостаточно изучены.

По мнению В. Рейнольдса, у шимпанзе существуют открытые сообщества численностью 60—80 животных каждое, разделяющиеся на несколько матрифокальных, т. е. состоящих из матерей с детенышами, групп и живущих в основном отдельно от них групп самцов (Hiraiwa-Hasegava et al., 1984). Эта точка зрения не разделяется большинством исследователей, полагающих, что сообщества шимпанзе лишь производят впечатление открытых и не имеющих определенной структуры. На самом деле, популяция, занимающая какой-то участок леса и насчитывающая 40—50 особей, является закрытым объединением, в котором мужские группы передвигаются между женскими, но все это в границах стада, все члены которого знают друг друга.

Демографические характеристики сообщества шимпанзе в Махале (Танзания), приведенные М. Хираивой-Хасегавой с соавторами (Hiraiwa-Hasegava et al., 1984), в сравнении с данными

других исследователей позволяют судить об общих размерах сообществ, соотношении полов у взрослых особей, численности взрослых особей и детенышей в свободно живущих популяциях этих антропоидов. Как показано в сводке, размеры сообщества варьируют от 19 до 105 особей, а соотношение численности взрослых самцов к самкам — от 1:36 до 1,0:1,0. В отдельные периоды численность самок в сообществе может существенно возрастать, достигая соотношения 1,0:7,0 и даже 1,0:11,0 (табл. 19). Численность детенышей (не половозрелых особей), как правило, редко существенно превышает численность половозрелых членов сообщества, а зачастую оказывается меньшей. Колебания встречаются в пределах 1,0:0,5—1,4 (Hiraiwa-Hasegawa et al., 1984; Nishida, Hiraiwa-Hasegawa, 1987).

Тенденция к более высокой численности взрослых особей женского пола в группах, отмеченная большинством исследователей у шимпанзе, может являться результатом ряда причин. Прежде всего это более высокая смертность детенышей-самцов в первый год жизни; выраженная конкуренция между самцами на внутри- и межгрупповом уровнях; приток самок-пришельцев из других групп (Hiraiwa-Hasegawa et al., 1984).

На основе своих полевых наблюдений А. Кортландт, М. Чанс, К. Джолли утверждают также, что стадо шимпанзе не аморфно или текуче по своей структуре, а, напротив, в нем существуют определенные и достаточно четко отграниченные друг от друга типы объединений. Так, А. Кортландт выявил у изучавшихся им шимпанзе Восточного запада два типа таких объединений — половую группу и детскую группу. Первая состоит из самцов и самок без детенышей, вторая — из самок с детенышами и иногда одного-двух самцов. В группировках первого типа насчитывается в среднем 20 животных, второго — 15, но первые значительно более подвижны и осваивают большую кормовую площадь, чем вторые (Chance, Jolly, 1972; Kortlandt, 1986).

Значительный интерес для изучения антропосоциогенеза могут представлять карликовые шимпанзе (Pan paniscus). По мнению многих исследователей, карликовые шимпанзе по сравнению с обычными имеют в своем физическом строении черты инфантилизма и примитивности и стоят ближе к общему предку рода Pan, чем любые другие ныне живущие антропоиды, следовательно, ближе и к общему предку понгид и гоминид. Некоторые авторы обращают особое внимание на значительное сходство скелета у хадарских гоминид и карликовых шимпанзе (Фридман, 1989; Jungers, Stern, 1983). Ряд специалистов считает, что карликовый шимпанзе (бонобо) может считаться моделью общего предка австралопитеков (прегоминид), позднее древнейших гоминид, а также шимпанзе и горилл (Zihlman, Tanner, 1978). Морфологическое сходство может определять сходство в экологии и поведении. В частности, эту мысль, которую мы разделяем, высказывает Т. Кано. Он думает, что изучение экологии и социальных группировок карликовых шимпанзе может дать ключи

Таблица 19. Демографические показатели сообществ у шимпанзе (по Hiraiwa-Hasegawa, et al., 1984)

Место наблюдения	Популяция	Размеры сообщества	Соотношение численности взрослых ♂♂/♀♀	Соотношение численности взрослых особей/детенышей
Макале	М группа	105	1:3,6	1:1,1
	К группа	9—37	1:1,5—11,0	1:0,5—0,9
Гомбе	Касакела/Кахане	44—60	1:0,7—1,0	1:0,5—0,7
Гомбе	Касакела	37—58	1:1,6:2,8	1:0,6—1,1
Гвинея	Боссоу	19—21	1:2,0—7,0	1:1,1—1,4
Буданго	Пикник-Сайт	85	1:1,2	1:0,5
Казакути	Z группа	46—47	1:1,7	1:1,2
Филобанга	Бенд	43	1:3,0	1:0,5
Сенегал	Гора Ассерик	25	1:0,8	1:1,3
Кибале	Нгого	55	1:1,3	1:1,0

к решению тайны эволюции понгид и реконструкции экологии и общественного устройства ранних гоминид (Kano, 1979). До последнего времени о карликовых шимпанзе было известно гораздо меньше, чем о любом другом виде антропоидов, за исключением береговых горилл.

Карликовые шимпанзе живут в высокоствольных разреженных лесах на севере Заира, а также во вторичных лесах на вырубках. Они питаются фруктами, листьями, мясистыми стеблями растений, орехами. По непроверенным данным, также ловят рыбу и собирают какие-то подземные грибы, в поисках которых выкапывают ямы до 30—40 см глубиной и до 50 см диаметром. Как по местоположению источников пищи, так и по месту ночлега карликовые шимпанзе в большей степени наземные, чем древесные, существа. Во всяком случае, они проводят на земле не меньше времени, чем их более крупные сородичи (Kano, 1979).

Карликовые шимпанзе живут сообществами, насчитывающими обычно от 50 до 120 особей — самок, самцов, детенышей и подростков. Наблюдались и группы со многими самками и несколькими самцами.

Большое значение для решения вопроса о типе социальной структуры, характере внутригрупповых взаимоотношений и демографических характеристик сообществ протогоминид могут играть сравнительные материалы, полученные в естественной среде обитания для двух близких видов — обыкновенного и карликового шимпанзе. Оба вида обладают сходной уникальной для приматов чертой социальной организации, часто образуют временные группировки (parties) в пределах постоянно существующих сообществ (Nishida, Hiraiwa-Hasegawa, 1987). Общие черты социальной структуры и типы группировок указанных видов

представлены ниже (по Nishida, Hiraiwa-Hasegawa, 1987; Uechara, 1988):

	Шимпанзе	Бонобо
Тип социальной организации	Мультисамцовые бисексуальные объединения	Мультисамцовые бисексуальные объединения
Размеры сообществ	20—105	50—120
Размеры группировок	1—77 (чаще меньше 6)	1—70 (чаще больше 6)
Соотношение числа половозрелых особей к неполовозрелым	1:0,5—1,2	1:1
Соотношение численности взрослых самцов и самок	1:1—3,5	1:1
Переходят в другие сообщества	♀ а не ♂	♀ а не ♂
Взаимоотношения с другими сообществами	Агонистические	Могут быть агонистическими

Несмотря на значительное соседство, бонобо и обыкновенные шимпанзе отличаются друг от друга по целому ряду параметров. Прежде всего это условия обитания: если шимпанзе встречаются не только во влажном тропическом лесу, но и в мозаичном лесосаванном, даже сухой саванне, то бонобо — жители исключительно влажных тропических лесов (Kano, 1984). Если в последние годы поступает все больше сведений о случаях применения орудий шимпанзе, то аналогичная деятельность у бонобо пока не зафиксирована. Отличаются эти два вида и деталями социальной структуры, характером социальных взаимоотношений между членами сообщества (по Nishida, Hiraiwa-Hasegawa, 1987):

	Шимпанзе	Бонобо
Объединения самцов	Очень крепкие	Слабые (умеренные)
Объединения самцов с самками	Слабые	Сильные
Связи между самками	Слабые	Сильные
Связи матери с сыном	До юношеского возраста	До половой зрелости
Груминг	Чаще всего между самцами; реже всего между самками	Чаще всего самцы с самками; реже всего между самцами
Дележ пищи	Чаще всего между самцами; между самками практически отсутствует	Чаще всего между самцами и самками; реже всего между самцами
Инициаторы половых контактов	В основном самцы	Взаимные
Вмешательство в спаривание	В основном самцы	В основном самцы
Генитальные трения между самками	Не отмечено	Часто встречаются

В сообществах у бонобо в отличие от шимпанзе существует выраженное подразделение на матрифокальные единицы, включающие матерей с потомством, в том числе и половозрелых

сыновей. Группировки из одних самцов, одиночные самцы и самки, самки с детенышами встречаются значительно реже, чем у обыкновенного шимпанзе (Uechara, 1988). Как отмечают Т. Нишида и М. Хираива-Хасегава, матрилокальные единицы весьма стабильны и являют собой наиболее типичное подразделение в пределах сообщества у бонобо. У карликовых шимпанзе отмечается отчетливая тенденция к образованию группировок (parties) из равного числа самок и самцов (Uechara, 1988). Более высокий уровень социабельности по сравнению с шимпанзе характерен для самок бонобо. Это проявляется прежде всего в преимущественном дележе пищи, причем даже с неродственными самками, и более высокой частоте груминга. Отмечен особый элемент поведения — генитальное трение у самок бонобо, играющий существенную роль в снижении напряженности отношений между представительницами женского пола, не имеющий аналога в поведении обыкновенного шимпанзе.

Определенная информация получена в настоящее время и относительно межгрупповых взаимоотношений у бонобо. Хотя контакты между членами разных сообществ носят у бонобо, как и у шимпанзе, чаще агонистический характер, тем не менее сообщества избегают прямых конфликтов друг с другом (Uechara, 1988). Указанные выше особенности социальной организации и экологии бонобо, а также особенности его морфологии по сравнению с обыкновенными шимпанзе послужили причиной, по которой некоторые исследователи стали говорить об особом значении изучения именно карликовых шимпанзе для реконструкции экологии и поведения прегоминид и древнейших гоминид. Они обращают внимание на то, что общий предок антропоидов и гоминид был лесным обитателем судя по данным палеоэкологических исследований. Как у давно исчезнувших австралопитеков, так и у современных карликовых шимпанзе в морфологии отмечено сочетание черт древесного и наземного двуногого существа. По мнению Р. Сусмана и Дж. Стерна, коллективы древнейших гоминид скорее напоминали компактные и устойчивые группы карликовых шимпанзе, а не более рыхлые по своей структуре сообщества обыкновенных шимпанзе. Для социальных образований древнейших гоминид была типична характерная и для групп карликовых шимпанзе низкая внутригрупповая агрессивность, кооперация самцов (мужчин), устойчивые связи между самками (женщинами) (Susman, Stern, 1984).

Меньше, чем организация шимпанзе, изучена организация горилл. Основные исследования в природе сделаны были на горной горилле (Фосси, 1990; Fossey, 1982). Считается, однако, что подвиды практически не отличаются между собой по социальной структуре групп (Nadler et al., 1986). Горные гориллы живут стадами, включающими взрослых самцов, самок и молодняк.

Около 40% групп у горилл включают более одного самца с серебристой спиной (Weber, Vedder, 1983), и, следовательно,

вряд ли уместно говорить о гаремной организации социальных систем у этого вида.

В среднем в стаде 15—20 животных. Один из старших самцов (с серебристой спиной) является вожаком стада: он направляет его движение, защищает его, останавливает внутристадные столкновения. Вокруг него группируется большинство животных. Молодняк больше следует за ним и ближе держится к нему, чем к своим матерям. В стаде может быть как один, так и несколько самцов с серебристой спиной (старше 13 лет). В последнем случае лишь один из них является вожаком, а остальные занимают периферийное положение. Но ни они, ни более молодые, хотя и взрослые, самцы с черной спиной (от 8 до 13 лет) не исключены из спаривания. Поэтому стадо горилл вряд ли можно называть гаремом. Скорее, оно может быть определено как многосамцовое стадо. Однако только вожак стада спаривается со всеми самками, поэтому если не все, то, вероятно, большинство самцов с черной спиной — потомки вожака стада. Новое стадо обычно возникает как гарем, когда одиноко живущий самец с серебристой спиной уводит из какого-либо стада одну или несколько самок или они сами уходят из стада и присоединяются к одинокому самцу. В разросшемся стаде его вожак сохраняет длительные и прочные связи с несколькими самками старшего возраста (Шаллер, 1971; Fox, 1975; Harcourt, 1979; Nadler, 1986). Поэтому можно считать, что такое гаремоподобное объединение составляет ядро стада.

Особенностью стад горилл по сравнению с сообществами шимпанзе (по крайней мере лесных) является бóльшая устойчивость их состава, более четкая структура. Поэтому детеныши и молодняк образуют длительные ассоциации с родителями, сиблингами, просто однолетками и другими членами стада. Наличие этих ассоциаций ведет к быстро прогрессирующей после достижения двухлетнего возраста самостоятельности детенышей, особенно мужского пола. В стадах, где у детеныша нет сиблингов и однолеток, он дольше остается с матерью. Известны случаи, когда после смерти матери о детеныше начинал заботиться (брать на ночь в свое гнездо и т. д.) его отец — вожак стада (Фосси, 1990).

Рост самостоятельности не ведет к разрыву связей с родителями. Они сохраняются не только с матерью, но, по-видимому, и с отцом даже у взрослых животных. Этому способствует значительное внешнее сходство потомства со своими отцами. Не зафиксировано ни единого случая, когда бы отец убил одного из своих детенышей. В то же время убийство чужих детенышей (из других стад) самцами с серебристой спиной — нередкое явление (Фосси, 1990; Harcourt, 1979).

Бóльшая по сравнению с обычными шимпанзе устойчивость стад горилл не исключает перехода животных в другое стадо. В основном переходят взрослые, но еще не рожавшие самки. За 900 часов наблюдений А. Харкоурт зафиксировал у некоторых самок до семи переходов из стада в стадо или к одинокому

самцу. Ученый наблюдал только добровольные переходы самок и сомневается, что они могут быть иными (Harcourt, 1979). В противоположность его мнению Д. Фосси пишет о захвате или «похищении» самок одинокими самцами (Фосси, 1990).

Самцы никогда не переходят в другое стадо. В случае выхода из стада они на больший или меньший срок становятся одинокими. Затем к самцу присоединяется самка, также ушедшая из стада, и возникает новая группа. Как у шимпанзе, так и у горилл переходы самцов и самок из стада в стадо или спаривание особей из разных стад на границах их территорий служат одним из механизмов предотвращения инбридинга. Они ведут к обмену генным материалом и к распространению во многих стадах возникших в одном из них «протокультурных традиций» (Файнберг, 1980; Goodall et al., 1979; Nishida et al., 1985).

К ограничению инбридинга приводят не только уход самцов или самок из натального стада, спаривание членов разных стад на границах их территорий, но и длительно сохраняющиеся родственные связи с сиблингами и матерью, но, по некоторым данным, и с отцом.

Что касается орангутанов, то, как уже отмечалось, их социальная структура отличается от социальной структуры других антропоидов. У обоих подвидов — Борнеанского (Pongo pygmaeus pyguraeus) и Суматранского (P. p. abelei) основное социальное звено образуют взрослые самки с одним-двумя детенышами (Horr, 1975; MacKinnon, 1974). Самцы ведут одиночный образ жизни и имеют определенную территорию. Участки самцов могут перекрываться: они защищают территорию от особей своего пола. На территории самца могут располагаться несколько участков самок. В свою очередь территории самок могут перекрываться, и они, так же как и самцы, нетерпимо относятся к присутствию других взрослых самок. В настоящее время социальную организацию орангутанов иногда определяют как «дисперсный гарем» (Nadler, 1981), или односамцовая группа, поскольку один самец, как правило, взаимодействует с несколькими самками.

Такая социальная структура — проявление поведенческой специализации и возникла скорее всего в недавнем прошлом. У орангутанов сохранилась способность к поддержанию постоянных интегрирующих социальных контактов между представителями разных половозрастных групп. О том, что предки орангутанов вели стадный образ жизни, свидетельствуют, с нашей точки зрения, данные о поведении группы орангутанов в неволе, на искусственном острове. Орангутаны обнаруживают развитые способности к разнообразным социальным контактам друг с другом в игре, груминге, дружелюбным взаимодействиям, пространственной близости. В настоящее время остается неясным, спаривается ли самка во время одного периода эструса с одним или несколькими самцами, ибо участок самки часто перекрывается домовыми участками нескольких самцов (Nadler et al., 1986).

Вместе с тем доказано, что основную репродуктивную роль в сообществах орангутанов играют зрелые самцы. Именно они вовлекаются в длительно существующие «супружеские» отношения с частыми и интенсивными сексуальными взаимодействиями (Schürmann, Van Hooff, 1986). Самки оказывают отчетливое предпочтение самцам с выраженными вторичными половыми признаками и не проявляют интереса к молодым индивидам. Последним обстоятельством (избирательностью самок) и объясняется выраженный половой диморфизм у представителей этого вида. Предположение о развитии вторичных половых признаков вследствие жесткой межсамцовой конкуренции тоже имеет реальные основания, поскольку сейчас уже очевидно, что у самцов орангутанов высокий уровень агонистического поведения и высокий ранг предшествуют достижению высокого репродуктивного успеха (Schürmann, Van Hooff, 1986).

ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ И ИХ СВЯЗЬ С СОЦИАЛЬНОЙ И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРОЙ ПОПУЛЯЦИЙ У ПРИМАТОВ

Поведенческие — индивидуальные и групповые — и генетические характеристики зависят не только от экологических условий и друг от друга, но и от демографических параметров. Об исключительно важном значении анализа демографических процессов в популяции у приматов для понимания особенностей поведения вида и его межгрупповых различий говорят в настоящее время многие исследователи (Hausfater et al., 1987).

Различия между популяциями по скорости размножения и смертности оказывают существенное влияние на возникновение межпопуляционных вариаций в структуре ранговых отношений между самками. Если же популяция стабильна во времени по своим размерам, то таких различий не возникает. Отсюда следует чрезвычайно важное заключение: даже если признать, что для самок всех видов существует единый универсальный набор «социальных правил», связанных с поддержанием ранговых отношений, то он все равно будет подвержен существенной модификации вследствие уникальности популяционной структуры и экологии каждого вида (Hausfater et al., 1987).

Демографические параметры, в частности общие размеры группы, оказывают самое непосредственное влияние на итоговую приспособленность особей в целом. Как показали многолетние наблюдения за одной и той же группой павианов чакма, живущей в северной Ботсване, снижение численности группы с 73 до 43 особей сопровождалось общим повышением плодовитости (Bulger, Hamilton, 1987). Отметим здесь, что многие современные социоэтологические исследования свидетельствуют о наличии общей тенденции к отрицательной взаимосвязи между размерами группы у многих видов приматов (в частности, у видов с мультисамцовыми группами) и развитыми мат-

рилинейными связями и количеством рожденных детенышей (Van Hooff, 1988).

Вместе с тем демографические параметры, по-видимому, неоднозначно влияют на особей различного социального статуса. От понижения плотности популяции у павианов чакма более ощутимый выигрыш получают прежде всего низкоранговые самки. В этих условиях, как показывают наблюдения Г. Хаусфазера с соавторами, повышается вероятность удачного вынашивания плода и выживания детенышей до года у низкоранговых самок, сравниваясь с таковой у высокоранговых особей.

Анализ данных об изменении социальной функции особей в группе в зависимости от изменения демографических характеристик может существенным образом расширить и углубить наши представления относительно уникальности и значимости каждой конкретной особи для функционирования и успешного процветания группы в целом.

Социальная структура групп, особенности межгрупповых контактов особей определенного пола в пределах вида, вероятно, существенным образом влияют на генетические характеристики популяций у приматов. Это положение детально анализируется и обсуждается в одной из последних работ Д. Мельника (Melnick, 1987). Остановимся подробнее на ней, так как правильное понимание вопроса о связи и влиянии социальных параметров на генетическую структуру вида может способствовать уяснению представлений о быстрых процессах видообразования в эволюции протогоминид и гоминид.

В большинстве популяций у макаков, павианов и зеленых мартышек генный дрейф происходит исключительно за счет перехода самцов из одной группы в другую и зависит от их последующего успеха в спаривании. Скорость и тип самцовой миграции в комплексе со специфическими для каждого вида моделями спаривания влияют на распределение генетических вариаций в пределах локальных популяций и между ними — на степень генетического сходства групп, входящих в одну и ту же популяцию. Миграция самцов носит относительно случайный характер и оказывает «гомогенизирующее» влияние на распределение генетических вариаций между группами, обменивающимися животными. Теоретические положения, высказанные в работе Д. Мельника, подробно иллюстрируются результатами конкретных наблюдений в природе. Так, 94,9% всего генетического разнообразия популяции макаков резусов в Дунго-Гали было обнаружено в виде индивидуальных различий в пределах одной социальной группы. И лишь 5,1% генетического разнообразия были связаны с межгрупповыми различиями (Melnick, 1987).

Структура генетической вариабельности во многом является следствием конкретной истории освоения территории данным видом. Не случайно поэтому у островных форм типа макаков яванских и японских степень генетического сходства на межпопуляционном уровне существенно ниже, чем у материковых

форм — макаков резусов и зеленых мартышек. Для видов, популяции которых отделены друг от друга непреодолимыми географическими преградами, характерна прямая зависимость генетического сходства между популяциями от расстояния между ними, которое наиболее отчетливо проявляется у видов с географически изолированными популяциями. Так, например, макаки яванские отчетливо дифференцируются морфологически на 21 подвид.

Существенное значение в формировании межпопуляционных генетических различий играет такая характеристика, как предпочтение миграции самцов в пределах локальной популяции по сравнению с межпопуляционными переходами (Melnick, 1987). Несмотря на значительное сходство генотипов в группах у церкопитековых в пределах одной популяции, степень межгрупповых различий оказывается все же выше, чем можно было бы предполагать исходя только из представлений о переходах животных между группами. Это связано с развитой матрилинейной организацией групп. Дело в том, что большинство членов группы — это кланы родственных между собою самок. При делении групп близкородственные особи держатся вместе и вместе оказываются в одной из дочерних структур. Особенности деления социальных групп у макаков и структура групп, содержащая матрилинейное ядро, создают благоприятную базу для быстрого видообразования в условиях географической или поведенческой изоляции.

Суммируя указанные выше особенности и допуская, что у предков гоминид, а также у древнейших гоминид существенное место в группах занимали матрилинейные образования, предположив также, что миграция особей в другие группы стала носить избирательный характер, можно построить модель, объясняющую высокую скорость процессов эволюции гоминид. При этом возможно, что основным изоляционным барьером наряду с географическим стала «культурная» изоляция, основанная на локальных социальных традициях. Вместе с тем проявляющаяся у ряда видов приматов (например, макаков резусов) тенденция к интеграции на генетическом уровне в сочетании с расширением норм реакции поведенческих признаков на экстрагенетическом уровне может представлять собой модель, логично объясняющую причины, по которым различные виды гоминид не дифференцировались, по-видимому, на значительное число подвидов (Melnick et al., 1984; Murray, Ewclid, 1983; Smith, 1977).

Сочетание интеграции на генетическом и дифференциации на экстрагенетическом уровнях позволяет популяциям одного вида приматов занимать различные экологические ниши и создает возможность для широкого расселения вида, освоения новых территорий, позволяет одновременно с этим сохранить видовое единство. Примеры освоения разнообразных экологических ниш и адаптации к ним с помощью изменения социальной структуры и индивидуального поведения известны у зеленых мартышек, разных видов макаков, шимпанзе (Estrada, Estrada, 1977; Lee, 1984; McGrew et al., 1981; Paterson, 1973).

Таким образом, можно утверждать, что приматы — наиболее универсальный в морфологическом и особенно поведенческом отношении отряд млекопитающих. Единственной «специализацией» данного таксона можно считать увеличение размеров головного мозга (Parker, 1978). Приматы, как правило, способны существовать в широком диапазоне экологических условий, успешно осваивать новые объекты и способы питания, быстро изменять свою социальную структуру, перестраивать взаимоотношения с соседними группами. Популяция (одна и та же) по необходимости может различно реагировать на присутствие хищников и человека.

Как описывает Д. Фосси (1990), гориллы одной и той же группы избегали и панически боялись любых признаков присутствия человека в лесу и абсолютно не реагировали на крики и шум, доносящиеся из деревни, выходя на открытую местность. Значительные изменения в поведении могут происходить у приматов в очень короткое время — в течение жизни одного поколения. Последнее подтверждает их экстрагенетическую природу. Высокая пластичность поведения приматов позволяет им успешно конкурировать с другими таксонами млекопитающих, которые, казалось бы, более оптимально приспособлены к каждой из экологических ниш, взятых в отдельности. Полиморфизм поведения позволяет приматам с максимальным успехом использовать универсальные морфологические и физиологические особенности строения своего тела. А высокая скорость ответа на изменения среды благодаря гибкости поведения делает приматов недостижимыми для других животных конкурентами. По сути дела, универсальность приматов явилась их главным оптимальным приспособлением для существования в широком диапазоне экологических условий, для обитания в постоянно изменяющейся среде.

Глава пятая

ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ТОРМОЖЕНИЯ АГРЕССИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ В СОЦИАЛЬНЫХ ГРУППАХ У ПРИМАТОВ

Изучение регуляции отношений особей в группе и факторов повышения групповой стабильности у приматов представляет большой интерес для исследователей антропосоциогенеза. При этом следует помнить, что многие из наиболее социальных животных нередко и наиболее агрессивны — обладают значительно развитой способностью наносить серьезные повреждения. В этих условиях неизбежно должны были возникнуть механизмы, контролирующие агрессию и ограничивающие ее последствия (Bernstein, Wade, 1983).

Одним из основных моментов поддержания устойчивой групповой организации являются формы активности, направленные на торможение и предотвращение агрессии, связанные с установлением социальных отношений. Торможение агрессии получило название «агонистический буфер» (Deag, Crook, 1971). Авторы наблюдали торможение агрессии нападающего самца макака сильвана в тот момент, когда его противник брал на руки детеныша. Некоторые аспекты этого явления изучались и другими авторами (Ransom, Ransom, 1971). Несколько позднее было описано использование самки павиана анубиса в тех же целях (Strum, 1983).

М. Бутовской и А. Семеновым были проведены этологические наблюдения, позволившие выявить элементы, предотвращающие и тормозящие агрессию, изучить взаимосвязь элементов агрессивного и дружелюбного поведения, определить ряд количественных показателей. Наблюдения проводились в Сухумском приматологическом центре и его филиале близ пос. Тамыш, Московском и Ленинградском зоопарках с 1979 по 1984 г. Всего исследовали 12 видов низших узконосых обезьян и антропоидов.

Описание и характеристика буферов агрессии. Изучение механизмов поддержания внутригрупповой стабильности — одна из важнейших задач современной этологии. Разнообразные комплексы элементов мимической, позной и жестовой коммуникации, вокальные и ольфакторные сигналы играют у приматов роль тормозов агрессии и умиротворяющих демонстраций.

Буферы агрессии — это механизмы прекращения агрессивного поведения в любых проявлениях: в результате действия объекта агрессии, самого агрессора или третьей особи. Все буферы агрессии мы разделили на две большие группы — внутренние и внешние. Внутренние представляют собой механизмы гашения агрессии, заложенные в пределах системы агрессор — жертва. К ним

относятся действия самого агрессора или объекта нападения. Внешние буферы — это механизмы гашения агрессии, действующие извне на одного или всех участников агрессивного столкновения и тормозящие их взаимодействия. К этой группе относятся действия более высокоранговой особи — агрессивные и дружелюбные, опосредованное вмешательство третьей особи, когда объект агрессии использует ее, демонстрируя нападающему для прекращения атаки.

Умиротворяющие демонстрации служат для предотвращения агрессивных столкновений. Это, как правило, действия объекта нападения.

Приводим подробное описание элементов, предотвращающих и тормозящих агрессию:

1. Закрытый оскал — взгляд фиксирован на партнере или неуловим, надбровье и кожа головы могут быть оттянуты вверх или находиться в нормальном положении, рот закрыт или слегка приоткрыт, губы вертикально оттянуты, обнажая зубы, углы рта оттянуты назад, вокала нет.

2. Оскал с криком — высшая интенсивность по сравнению с закрытым оскалом. Рот широко открыт. Сопровождается пронзительным криком. Брови могут быть нахмурены или оттянуты. Взгляд направлен на партнера не всегда.

3. Чмоканье — взгляд обычно фиксирован на партнере. Надбровья, кожа головы и уши оттянуты. Рот быстро открывается и закрывается. Чмокающие движения губами. Может сопровождаться движением языка.

4. Клацанье — взгляд фиксирован на партнере. Надбровья, кожа головы, уши могут быть оттянуты. Рот быстро открывается — закрывается. Губы оттянуты вертикально. Зубы обнажены. Углы рта оттянуты назад.

5. Периодические движения сжатых губ вперед-назад — взгляд направлен на партнера. Губы плотно сжаты. Движения губ в горизонтальной плоскости.

6. Периодические высовывания языка — взгляд направлен на объект. Рот слегка приоткрыт. Язык периодически высовывается вперед между губами.

7. Игровое лицо — различные вариации приоткрытого рта, оскалов и полуоскалов.

8. Игра — игровое поведение взрослых особей, представляющее разнообразные динамические переходы многочисленных поз и жестов друг в друга.

9. Подставление — объект агрессии поворачивается анальной областью к нападающему. Хвост поднят, передние ноги согнуты, голова опущена к земле или повернута к партнеру.

10. Покрывание — ритуализированный элемент полового поведения, используемый приматами в социальном контексте. Агрессор приближается к партнеру и делает ложную садку.

11. Груминг — чистка шерсти обезьяны другой особью, производимая ртом и передними конечностями.

12. Автогруминг — индивидуальная чистка шерсти у обезьян.

13. Сидит рядом — особи сидят рядом на близком расстоянии друг от друга или тесно соприкасаясь. Позы сидения могут быть различны.

14. Отстраняется — объект агрессии отводит тело в сторону, оставаясь при этом на месте. Голова повернута к нападающему.

15. Приседает — объект агрессии приседает, опуская к земле заднюю часть тела. Лицо повернуто к агрессору. Часто сопровождается оскалом с криком.

16. Идет к агрессору — объект агрессии быстро идет или бежит к агрессору. Голова слегка опущена и втянута в плечи. Взгляд направлен на агрессора. Могут быть обнажены зубы.

17. Объятия — агрессор и объект агрессии обхватывают друг друга руками и прижимают к себе, похлопывая иногда друг друга по спине. Может сопровождаться оскалом с криком.

18. Касание рукой — один из партнеров вытягивает руку по направлению к партнеру и касается его всей ладонью или пальцами.

19. Покрывание рукой — агрессор вытягивает руку по направлению к объекту и касается ладонью его крупа, может некоторое время держать руку на крупе объекта.

20. Касание рукой пениса — особь протягивает руку и касается ладонью или пальцами пениса агрессора. Часто сопровождается закрытым оскалом, вокалом. Взгляд обращен в лицо партнера. Элемент используется для предотвращения и торможения агрессии самца.

21. Гребет рукой землю — особь периодически шаркает рукой по субстрату влево-вправо перед собой. Заглядывает при этом в лицо партнера.

22. Поднимает рукой хвост — агрессор подходит к объекту, поднимает рукой хвост и заглядывает на анальную область. Элемент может являться модификацией назо-анального обнюхивания.

23. Касается губами анальной области — нападающий приближается к объекту и, наклонившись, касается губами его анальной области. Может сопровождаться вокалом и жестами.

24. Поцелуй — особь вытягивает губы трубочкой и касается ими губ партнера.

25. Взаимодействия с детенышем — разнообразные дружелюбные контакты агрессора с детенышем.

26. Подставление детеныша — объект агрессии берет на руки детеныша и демонстрирует его агрессору, держа на руках, посадив на живот или на спину.

27. Назо-назальные обнюхивания — агрессор и объект агрессии вытягивают головы навстречу друг другу и приближают лица, почти соприкасаясь носами.

28. Назо-анальное обнюхивание — агрессор вытягивает голову по направлению к анальной области партнера и обнюхивает, почти касаясь его лицом.

29. Манипуляционная активность — разнообразные действия агрессора с непищевым объектом.

30. Вмешательство третьей особи — более высокоранговая особь останавливает драку, применяя разнообразные элементы агрессивного поведения.

Явление торможения агрессии наблюдали на групповом и индивидуальном уровнях. Чаще всего внутренние буферы агрессии на групповом уровне представляли собой действия объекта агрессии. Например, оскал с криком был характерным буфером у всех изученных видов, за исключением горилл и гиббонов, приседание и подставление детеныша отмечены у макаков бурых, павианов анубисов. К внутренним буферам на индивидуальном уровне относились действия самого агрессора, направленные на гашение агрессивного поведения, например автогруминг, отмеченный у всех изученных видов, исключая мартышек и гусаров, разнообразные элементы успокоения партнера — касание рукой, покрывание. Гашение агрессии у обезьян может происходить на групповом уровне при использовании внешних буферов. Например, тормозом агрессивных действий может служить агрессивное поведение более высокоранговой особи, направленное на инициатора атаки или на обоих партнеров. К этой же категории можно отнести и действия третьей особи (дружелюбные), направленные на одного из партнеров: на агрессора (третья особь должна иметь более высокий по сравнению с агрессором ранг) (рис. 10).

В некоторых случаях инициатора гашения агрессии установить трудно, например, объятия у макаков яванских, шимпанзе, горилл, сидение партнеров рядом, тесно прижавшись друг к другу, — у макаков бурых, резусов, павианов, гамадрилов.

У антропоидов появляются совершенно новые буферы агрессии: игра между взрослыми особями, сопровождаемая игровым лицом (внутренние буферы на групповом уровне), а также манипуляционная активность (внутренний буфер на индивидуальном уровне).

Большинство демонстраций приматов служит как для предупреждения агрессии, так и для ее гашения. Такие элементы могут использоваться подчиненным и доминантным животным.

Закрытый оскал, клацанье, подставление — типичный набор выражений для субдоминантов у низших узконосых обезьян. Они используются при низкой интенсивности угрозы (например, пристальный взгляд) или при приближении доминантной особи. Важную роль играют закрытый оскал у макаков и павианов и оскал с криком у гусаров. Применяя данные элементы в ответ на угрозу, объект агрессии остается на месте.

Предупреждение и торможение агрессии на групповом уровне могут исходить и от высокоранговой особи. Касание рукой, характерное для всех изученных нами видов (исключая мартышек, гусаров и макаков яванских), покрывание у макаков и павиана гамадрила, касание пениса у павианов, макаков бурых и лапундеров служат сигналами успокоения партнера. Они отмечены до и после агрессивных столкновений.

Некоторые элементы, например груминг, сигналы ольфакторной коммуникации, используются агрессором и объектом агрессии.



Рис. 10. Взрослая самка вмешивается в ссору молодой самки и подростка на стороне одного из участников и прекращает конфликт

Ряд элементов приобретают функцию буферов агрессии только на уровне антропоидов: касание губами анальной области — у горилл, поцелуй — у горилл и шимпанзе, манипуляционная активность.

Чмоканье служит у макаков для предупреждения и торможения агрессии, однако подчиненные павианы никогда не используют его в ответ на угрозу, его применяют лишь доминантные животные как сигнал успокоения.

Дружелюбные действия третьей особи также могут служить и буфером агрессии и предотвращать ее. Сравнивая общее количество буферов, буферов-предупреждений, предупреждений у изученных видов, можно отметить следующие особенности. У зеленых мартышек отсутствовали элементы всех типов; у гусаров мы отметили лишь один элемент — оскал с криком, в отличие от других видов он использовался не только в качестве буферов, но и для предупреждения агрессии. У трех видов макаков — резусов, яванских, лапундеров наблюдали сходство числа элементов всех трех типов, у макаков бурых выявлено значительное преобладание как буферных, так и предотвращающих механизмов. Общее число элементов у павианов гамадрилов и анубисов одинаковое, но соотношение числа буферов (Б) к числу буферов предотвращающих (БП) оказалось различным. У павианов гамадрилов было больше БП элементов, а у павианов анубисов — Б. У антропоидов в целом отмечали уменьшение числа элементов трех групп. Меньше всего их было у гиббонов и орангов. Одинаковое число элементов Б и БП выявлено у горилл и шимпанзе.

Буферы агрессии (за исключением действий третьей особи, останавливающих агрессию), мы разделили на группы (по способу коммуникации — мимические, позные, жестовые (визуальные), ольфакторные, отдельно выделили манипуляционную активность и игру взрослых особей друг с другом: в группу жестовых вошли все действия с использованием руки — дистантные и контактные: груминг, касание рукой, гребет рукой и т. д.; к позным элементам отнесли: бег к агрессору, приседание, отстранение, покрывание, сидение рядом; к мимическим буферам принадлежали: закрытый оскал, чмоканье, клацанье, высовывание языка, игровое лицо).

Все элементы могли встречаться в разнообразных сочетаниях друг с другом и часто сопровождались интенсивной вокализацией. Максимальное число мимических буферов отмечали у макаков — яванских, бурых и горилл. По одному элементу этого типа выделили у гиббонов и гусаров. Позные элементы оказались наиболее разнообразными у макаков бурых (9), а наименьшее их число отмечали у гиббонов (2) и орангутанов (2). Самые разнообразные жестовые буферы выявлены нами у павианов гамадрилов (6). Максимальное число контактных элементов буферов агрессии отмечали у макаков бурых и павианов гамадрилов (по 7), а минимальное — у орангутанов (2). Визуальные буферы были самыми разнообразными у макаков бурых (9) и у павианов анубисов (9), однообразными у гиббонов (1). Ольфакторные элементы обнаружены у макаков яванских, резусов, лапундеров, а также у шимпанзе. У всех четырех видов макаков манипуляционная активность использовалась для предотвращения агрессии, а у горилл, шимпанзе и гиббонов — для предупреждения и торможения агрессии.

Сворачивание агрессивного поведения у приматов. В процессе эволюции у приматов в самой структуре агрессивного поведения отдельной особи, в его динамике развивается ряд механизмов, предотвращающих или снижающих последствия диструктивных контактных действий. Качественно и количественно в репертуаре агрессивного поведения преобладают предупредительные элементы (Дерягина, Бутовская, 1983).

В динамике агрессивного поведения преобладали переходы между предупредительными элементами. Важную роль в гашении агрессии играло сворачивание агрессивного поведения — процесс ослабления проявлений агрессивных действий. Часто (но не всегда) стимулом к началу этого процесса служили действия объекта агрессии. Отмечали переходы из агрессивных контактных элементов в конфликтные, их частота у самца мартышки зеленой равнялась частоте прямых переходов из конфликтных элементов в контактные. У самца макака лапундера частота таких обратных переходов была выше, чем прямых. Одинаковой была частота прямых и обратных переходов между конфликтными и контактными элементами у самца макака резуса. Мы отмечали высокую частоту обратных переходов из конфликтных элементов в предупредительные. Преобладание предупредительных элементов, а также наличие процессов «сворачивания» агрессивного поведения выявили в репертуаре поведения всех изученных видов обезьян.

Приведем конкретные примеры «сворачивания» агрессии у павиана гамадрила: самец бросается к самке и кусает ее за холку, та приседает и верещит, самец отходит, продолжая при этом угрожать: он скалится, приседает на две передние конечности, затем садится, угрожает одной рукой, пристально смотрит в направлении самки. После этого поведение самца переходит в другую сферу активности. Еще один пример: два самца пристально смотрят друг на друга, встают и бросаются навстречу, делая выпады и оскалы, затем наскакивают друг на друга, клацают зубами, причем один из самцов замахивается рукой и несколько раз бьет соперника по лицу, потом самцы отбегают на некоторое расстояние, направляют друг другу оскалы, открывают, закрывают рот в сторону друг друга, садятся и обмениваются полуоскалами, затем начинают синхронно грести рукой пол, один из самцов незаметно уходит.

Динамика торможения агрессивного поведения у приматов. Чтобы выявить буферные элементы, изучали общую динамику поведения самцов разных видов приматов. Основное внимание уделяли рассмотрению переходов агрессивного поведения в другие сферы активности. Приведем примеры переходов агрессивного поведения у павианов гамадрилов, макаков резусов, горилл и шимпанзе. У самца шимпанзе, а также у белорукого гиббона большая часть агрессивных действий переходила в индивидуальную сферу активности (сидит, идет, ест), а у горилл, макаков и павианов гамадрилов — в элементы различных сфер, являющиеся, по нашему мнению, буферами агрессии (табл. 20). У изученных нами видов бо́льшая часть переходов в буферы агрессии приходилась на действия самого агрессора, лишь у макаков бурых — на действия объекта агрессии или третьей особи. У антропоидов переходы в буферные элементы этого типа отмечали значительно реже в целом по сравнению с низшими узконосыми обезьянами. Мы выделили отдельно частоту переходов в игру у антропоидов, поскольку в этом случае было трудно установить инициатора.

В качестве наиболее часто используемых буферов в репертуаре самого агрессора можно отметить автогруминг. У шимпанзе, горилл и макака бурого тормозом служила манипуляционная активность. Элементы дружелюбного поведения использовались агрессором для утешения пострадавшей особи: у павианов гамадрилов чаще всего это были социальное покрывание, касание рукой крупа, у макака резуса — груминг, касание рукой, сидит рядом, у горилл — поцелуй, касание губами анальной области, открытый рот, касание рукой у шимпанзе. У макака яванского такими элементами были покрывание и поднимание рукой хвоста, у гиббона белорукого — касание рукой, у макака лапундера — покрывание.

Таблица 20. Частота буферов агрессии в группах у низших узконосых обезьян (% от общего числа буферов)

Буферы	Форма поведения	Вид			
		самцы павианов гамадрилов	павианы гамадрилы, нормальные группы	павианы анубисы	макаки бурые
Внешние	Всего	19,10	25,84	14,58	20,24
	Другая особь останавливает агрессию	14,55	11,61	12,50	19,05
	Успок. действия особи, напр. на объект агрессии	10,91	1,95	—	—
	Объект агрессии просит поддержки у особи	23,64	5,82	2,08	—
	Объект агрессии берет на руки детеныша	—	0,65	—	1,19
	Друж. действия агрессора, напр. на другую особь	—	5,81	—	—
Внутренние	Всего	50,87	74,24	85,43	79,67
	Действия объекта	41,20	67,13	82,39	73,72
	Утешающие действия агрессора, напр. на объект	9,67	7,11	—	5,95
	Индивидуальное поведение (агрес.)	—	—	3,13	—
	Визуальные	56,95	67,15	68,76	66,67
	Вокальные (только)	4,84	1,30	—	1,19
	Контактные	23,63	20,67	15,62	13,09
	Отношение визуальных к контактным	2,41	3,25	4,40	5,09

Среди буферов агрессии, являющихся действиями объекта агрессии или третьей особи, наиболее частыми были: подход к агрессору у гориллы, подставление и закрытый оскал у макака резуса, павиана гамадрила, макака яванского и лапундера, груминг у павиана гамадрила, макака яванского, бурого, лапундера.

Один из самых эффектных буферов, отмеченный нами у бурых макаков,— использование детеныша в агонистических ситуациях — осуществлялся следующим образом. Обычно такое поведение имело место в ответ на агрессивные демонстрации лидера. Последний в этом случае вскакивал, привставая на две ноги, и начинал часто-часто чмокать губами, сажал на грудь детеныша и направлялся к доминанту. Вместе с тем, как показали наши наблюдения за группами бурых макаков (12 случаев из 14) и макаков яванских (5 случаев из 6), активной стороной взаимодействия с детенышем чаще являлись не взрослые подчиненные самцы,

а сами детеныши в возрасте от одного до трех месяцев. Именно детеныши подбегали к самцу-субдоминанту, чмокая и заглядывая ему в лицо, когда происходили дистантные взаимодействия между самцом-доминантом и подчиненным и самец субдоминант поднимался с места с явным намерением двинуться в сторону лидера и продемонстрировать ему активное подчинение. Когда к субдоминанту подбегал детеныш, самец ненадолго переключал свое внимание на него, умиротворяюще чмокал и сажал себе на грудь. Детеныш тут же крепко обнимал его. Во всех наблюдаемых нами случаях взятие на руки детенышей происходило не в разгар агрессивных контактных взаимодействий и ссор, а, как правило, при их отсутствии, после демонстраций доминирования, произведенных самцом-лидером.

Количественные показатели буферов агрессии в группах у низших узконосых обезьян. Для изучения количественных показателей процессов торможения агрессии нами было выбрано четыре модельные группы: макаков бурых, павианов анубисов, павианов гамадрилов — нормальная группа и группа, состоящая из одних самцов. Максимальную частоту внешних буферов отмечали в группе самцов павианов гамадрилов, а минимальную — у павианов анубисов. При дифференцированном рассмотрении разных типов внешних буферов оказалось, что чаще всего прекращали агрессию действия высокоранговой особи в группе макаков бурых (эту роль в основном выполнял самец). Тормозом агрессии служили действия более высокоранговой особи, направленные на поддержку объекта агрессии. Чаще всего они отмечались в группе самцов павианов гамадрилов. В этой же группе выявили и самую высокую частоту успокаивающих действий третьей особи, направленных на объекты агрессии. Торможение агрессии у макаков бурых происходило, когда самец-жертва брал на руки детеныша. Наиболее разнообразные внешние буферы описаны в группе павианов гамадрилов с нормальным составом. Внутренние буферы агрессии чаще всего встречались в группе у павианов анубисов, а реже всего — у самцов павианов гамадрилов. Из этого общего числа отдельно вычисляли частоту буферов, основанных на действии объекта агрессии. Более всего они отмечались в группе павианов анубисов, несколько реже — у макаков бурых. Наименьшая частота буферов этого типа выявлена у самцов павианов гамадрилов. Утешающие действия, направленные агрессором на пострадавшего, активнее всего наблюдались в группах павианов гамадрилов.

Мы выявили наиболее часто используемые буферы агрессии в четырех группах низших узконосых обезьян. У самцов павианов гамадрилов это были действия высокоранговой особи, прекращающие агрессию (14,55% от общей частоты всех буферов), и подставления, сопровождающиеся широким оскалом, направленные на агрессора (10,91%). В группе павианов гамадрилов с нормальным составом чаще всего агрессивные действия нападающего тормозились элементами поведения объекта — подставлением,

сопровождающимся чмоканьем и вокалом (23,87%), широким оскалом (14,84%). В группе павианов анубисов наиболее часто буфером служило подставление (13,54%), использовались груминг и широкий оскал (12,5%). В этой группе драки прекращались благодаря вмешательству высокоранговой особи (12,5%). Наконец, в группе макаков бурых агрессивные столкновения прекращались вследствие вмешательства высокоранговой особи (19,05%). Объектом агрессии часто применялись широкий оскал (15,48%) и подставление (14,29%).

Таким образом, мы выявили наиболее распространенные буферы агрессии в группах у трех видов обезьян: это внутренние буферы — подставление, сопровождающееся широким оскалом или чмоканьем, широкий оскал и внешние — вмешательство высокоранговой особи.

Мы определили частоту использования визуальных, контактных и вокальных (только) тормозящих сигналов. Чаще всего визуальные буферы применялись в группе у павианов анубисов, наиболее редко — у самцов павианов гамадрилов. Контактные буферы были наиболее характерны для группы самцов павианов гамадрилов, реже всего они использовались макаками бурыми. Вокальные сигналы самостоятельно выполняли роль тормозов агрессии у гамадрилов, несколько реже — у макаков бурых, а у павианов анубисов они практически не применялись.

Соотношение между частотой визуальных и контактных элементов для исследованных четырех групп оказалось максимальным у макаков бурых и уменьшалось в следующем порядке: макаки бурые→павианы анубисы→павианы гамадрилы (нормальная группа)→павианы гамадрилы (самцы).

Взаимосвязь агрессивного поведения и буферов агрессии. Изучение взаимосвязи между агрессивным поведением и элементами других сфер активности позволяет установить, какие из элементов играют роль буферов агрессии, а какие используются для ее предотвращения. Вычисленные корреляции дают возможность судить и о роли, которую играют конкретные элементы — буферы. Мы определили на внутригрупповом уровне общую для всех видов тенденцию к связи между дружелюбным и агрессивным поведением в группе. Показателем последнего служил индекс агрессивности (Drickamer, 1973), вычисленный по формуле: $Ua = \frac{N}{tm(m-1)}$, где N — число агрессивных столкновений в группе за 30 мин, m — число особей в группе, t — число 30-минутных отрезков времени, в которые проводили наблюдения, а показателем дружелюбного поведения — индекс дружелюбности: $Uf = \frac{D}{t \cdot m}$, где D — общая частота дружелюбного поведения в группе. Эти индексы наиболее правильно отражают состояние дружелюбного и агрессивного поведения в группе. Коэффициент ранговой корреляции между индексами агрессивности и дружелюбности, вычисленный по всем видам, оказался положительным (0,59). Это, по-видимому, указывает на наличие механизмов торможения агрессии, содержащихся в репертуаре дружелюбного поведения. Мы уже установили ранее, что важными тормозами агрессии служат подставление, касание рукой, груминг. Вычисленная взаимосвязь между частотой груминга и агрессивных столкновений в группе оказалось у большинства видов положительной, правда, не очень большой (0,14—0,24). Коэффициент ранговой корреляции между частотой подставлений и агрессивных столкновений в группе различался по величине и знаку даже в пределах одного вида. В группах, состоящих из одних самцов, у макаков бурых и лапундеров он был отрицательным, а в нормальных группах макаков бурых, яванских, резусов и павианов гамадрилов имел положительный знак. Положительная взаимосвязь отмечена между частотой касаний и числом агрессивных столкновений в группе. Мы вычислили также коэффициент ранговой корреляции между частотой агрессивных контактных действий самца и частотой его манипуляционной активности. Он оказался отрицательным у макаков и положительным у гориллы и гиббона.

Наличие положительных или отрицательных тенденций во взаимосвязи показателей агрессивного поведения и элементов буферов свидетельствует скорее всего о разнообразной роли, которую играют данные элементы: они могут предпочтительно служить буферами агрессии или использоваться для предотвращения ее. Так, положительная корреляция, возможно, свидетельствует об использовании, например, подставления в качестве буфера агрессии, а отрицательный знак может показывать, что данный элемент применен для предотвращения агрессии. С этих позиций, рассматривая взаимосвязь агрессивного поведения и манипуляционной активности, логично предположить, что на уровне низших узконосых обезьян она играла роль предотвращения агрессии, а на уровне антропоидов стала уже служить тормозом агрессии.

Общие тенденции эволюции механизмов торможения агрессии у приматов. Развитие механизмов предотвращения и гашения агрессии имеет для приматов первостепенное значение вследствие их группового образа жизни и возрастания индивидуальных различий отдельных особей. Необходимость возникновения таких механизмов становится понятной с позиций системного подхода: они служат средством приведения в равновесное состояние социальной системы — группы. О значении буферов агрессии свидетельствуют их древность — возникновение на ранних этапах филогенеза приматов, их универсальность — некоторые буферы отмечены в репертуаре всех изученных видов, возрастание разнообразия набора элементов — тормозов агрессии — при усложнении социальной организации и появление более эффективных буферов при переходе на более высокий филогенетический уровень. По-видимому, для видов, стоящих на «магистральном пути» эволюции, были характерны параллельное развитие интег-

рации (усложнение групповой организации) и автономизации (возрастание уровня независимости отдельных особей), а также их оптимальное соотношение (Зубов, 1983). В этих условиях особь приспосабливалась к групповому образу жизни, вырабатывая гибкие способы успешного взаимоотношения с группой. Один из таких способов — возникновение механизмов саморегуляции агрессивного поведения — преобладание предупредительных элементов поведения. Такая саморегуляция способствовала предотвращению деструктивных действий. Самостоятельным универсальным внутренним механизмом торможения агрессии на индивидуальном уровне (в репертуаре агрессора) явился процесс сворачивания агрессивных действий. Он представляет собой, по-видимому, один из самых древних механизмов торможения агрессии. При прогрессивном развитии автономных свойств отдельных особей совершенствуются механизмы гашения агрессии, связанные с поведением самого агрессора. Универсальным тормозом агрессии, по нашим данным, является автогруминг у обезьян.

Как показали многочисленные наблюдения, фактор знакомства оказывает существенное влияние на характер агрессивных контактов — их форму и длительность. Важной приспособительной к групповому образу жизни чертой следует считать общую для большинства видов закономерность быстрее тормозить агрессивные действия, если они направлены на знакомую особь (Hinde, 1987b). Мы проследили возрастные числа и частоты использования утешающих элементов при усложнении групповой организации, появление и возрастание частоты использования манипуляционной активности для предотвращения агрессии у низших узконосых обезьян, а также для ее торможения у антропоидов. Вероятно, развитие механизмов саморегуляции агрессивного поведения отражает важную тенденцию эволюции — развитие автономных свойств отдельных особей, направленных на достижение оптимальных взаимоотношений в группе. Возможно также, что это наиболее совершенный из механизмов для торможения агрессии, так как для своей реализации он не требует присутствия и вмешательства третьей особи в агрессивный конфликт и приводит к достижению положительного результата в условиях, когда сигналы, подаваемые объектом агрессии, почему-либо не срабатывают.

Развитие внешних буферов (например, прекращение драки благодаря агрессивному вмешательству высокоранговой особи), их высокая частота отмечается у видов с жесткой иерархической структурой, с четко определенными ролями отдельных особей. Таким образом, и на групповом уровне широко применяется гашение агрессии с помощью самой же агрессии. Повышение частоты и эффективности внешних буферов является отражением успешного развития вида в сторону интеграции, при этом индивидуальные свойства могут развиваться несколько однобоко, что исключает автономизацию. Пример специализации в этом

направлении павианы гамадрилы. У особей этого вида максимальное развитие получили индивидуальные свойства, связанные с поддержанием устойчивых взаимоотношений в группе, однако у самцов отмечено недостаточное развитие манипуляционной активности. В группах животных данного вида внешние буферы имели наибольшую частоту и были самыми разнообразными.

По нашим данным, наиболее эффективными буферами агрессии оказались контактные элементы дружелюбного поведения. Именно они, как правило, использовались для гашения наиболее жестких форм агрессии. Частота их использования возрастала с увеличением нестабильности групповой организации и усилением потенциальной возможности нанесения особям серьезных повреждений друг другу. Так, по нашим данным, соотношение между частотой визуальных и частотой контактных буферов оказалось минимальным в наименее стабильной группе — у самцов павианов гамадрилов и максимальным — в стабильной группе бурых макаков.

Повышение эффективности тормозов агрессии достигалось в коммуникативном аспекте также с помощью комплексного одновременного использования сразу нескольких элементов буферов (это давало возможность повысить общую информативность сигнала). Например, позный элемент подставление часто сопровождается мимикой и интенсивной вокализацией, жестовый элемент касание применялся в комплексе с чмоканьем и вокализацией. Благодаря варьированию сочетаний отдельных элементов, их использованию в разнообразных комплексах, возможно, достигалось также и повышение общего числа тормозов агрессии.

Попытаемся представить ход эволюции буферных механизмов агрессии у обезьян от уровня низших узконосых (мартышек) до крупных антропоидов. У зеленых мартышек нами не было выделено ни одного тормоза агрессии или умиротворяющего сигнала. Правда, некоторые авторы указывают, что в редких случаях животные этого вида используют чмоканье и оскал с криком как умиротворяющие демонстрации (Struhsaker, 1969; Rowell, 1971).

По-видимому, у большинства видов мартышек механизмы торможения агрессии вообще не получили развития вследствие их рыхлой социальной организации и древесного образа жизни (Rowell, 1971). Зеленые мартышки, по-видимому, являются исключением. Причина, на наш взгляд,— изменение экологических условий (переход к древесно-наземному образу жизни). Отсутствие буферов агрессии у мартышек может быть следствием специализации их к древесному образу жизни, при котором животному легко избежать нападения агрессоров, скрывшись в густой листве. Отсутствие буферов агрессии — одно из проявлений специализации вида, отрицательно сказывающееся на приспосабливаемости к изменениям условий внешней среды. Именно по этой причине, по-видимому, агрессивные столкновения особей могут

приводить к смертельному исходу при содержании их в неволе, например у Cercopithecus ascanius и C. aethiops (Rowell, 1971).

У представителей рода гусаров, ведущих наземный образ жизни, мы наблюдали оскал с криком, используемый в качестве предотвращения и тормоза агрессии. У животных данного вида отмечены более компактные группы. Это подтверждает наши гипотезы о связи механизмов торможения агрессии с экологией и социальной организацией.

Полученные данные позволяют также предположить, что одними из первых визуальных буферов агрессии возникают мимические.

У макаков, находящихся на более высоком филогенетическом уровне развития, предотвращающие и буферные механизмы становятся более разнообразными, что, по-видимому, обусловлено возросшей сложностью групповой организации. Появляются разнообразные буферы: мимические, позные, жестовые, вокальные, ольфакторные. В пределах этого рода можно также проследить связь между степенью развития буферов и экологией видов. По нашим данным, у видов, ведущих древесно-наземный образ жизни (макаков яванских, лапундеров и резусов), качественное и количественное разнообразие буферов меньше, чем у типично наземного вида макаков бурых.

Мимические элементы — буферы присутствуют в репертуаре у всех видов макаков. По-видимому, это наиболее стабильные тормозы агрессии. Мы наблюдали закрытый оскал, чмоканье, оскал с криком у всех изученных видов макаков, что подтверждают также исследования других авторов (Van Hooff, 1976).

Следует сказать, что один и тот же элемент поведения по-разному может использоваться у разных видов приматов. Например, у макаков (бурых, резусов, яванских) чмоканье не только играет роль приветствия, буфера агрессии и указывает на намерение к установлению социального контакта с реципиентом, но и отражает определенным образом социальное положение демонстратора. Отмечены выраженные половые различия связи чмоканья с рангами взаимодействующих партнеров у макаков: при взаимодействиях самцов чмоканье характерно для более высокоранговой особи, при взаимодействиях самок — для подчиненной. По данным С. Исли, Э. Коэлхо (Easley, Coelho, 1988), у павианов анубисов связь между рангом партнеров и использованием элемента «чмоканье» отсутствует при взаимодействиях представителей обоего пола.

У яванских и бурых макаков отмечается еще одно мимическое выражение — клацанье. У них впервые появляются позные элементы, направленные на торможение и предупреждение агрессии, например паттерны, используемые традиционно в половом поведении: подставление, покрывание, покрывание рукой, назо-анальное обнюхивание. То, что эти элементы стали эффективно использоваться в качестве буферов агрессии, можно объяснить, на наш взгляд, важной особенностью приматов — их способностью

размножаться в течение года. Вероятно, указанные элементы сначала использовались самкой по направлению к самцу, переключали его внимание в другую сферу активности и таким образом гасили агрессию. В этих же условиях покрывание становится элементом успокоения по направлению к самке.

По-видимому, постепенно происходили ритуализация элементов полового поведения и их переход в социальную сферу активности. Они стали использоваться уже не только самками, но и подчиненными самцами, превращались в полифункциональные. К примеру, исследования функциональной нагрузки элемента «подставление», проведенные Г. Хаусфазером и Д. Такаксом (Hausfater, Takacs, 1987) на группе павианов (P. cynocephalus), показали, что этот элемент поведения применяется для демонстрации: 1) подчинения; 2) в сексуальном контексте; 3) смешанных социально-сексуальных взаимоотношениях; 4) для установления социальных контактов; 5) как просьба груминга; 6) как проявление доминирования (реверсия подставления). Ревертированное подставление направлялось доминантом в сторону подчиненного и было характерно только для взаимодействий самцов-павианов, имеющих отчетливые ранговые различия. Низкоранговый реципиент демонстрировал весь спектр элементов подчинения в ответ на подставление доминанта. В случае подставления низкорангового самца доминанту первый всегда вопросительно смотрел на партнера через плечо, у него отмечали подергивание хвоста (или хвост был опущен между ног), передние конечности были слегка присогнуты. В ответ на эти действия доминант, как правило, касался рукой или ртом пениса подчиненного самца, обхватывал его два раза за круп или ритуально покрывал. Анализ подставлений во взаимодействиях между самками при установлении социальных контактов обнаружил значительное сходство с ревертированным подставлением у самцов (Hausfater, Takacs, 1987). Оно часто вело к телесным контактам между партнерами, обниманию и перинеальным обследованиям.

Важную роль у макаков играют, по-видимому, контактные элементы, такие, как груминг, касание, объятия, сидение рядом. Мы уже отмечали, что в целом контактные буферы — наиболее эффективные тормозы самых жестких форм агрессии. Успех применения этого типа буферов связан, вероятно, с тем, что в дополнение к сигналу положительное влияние оказывает непосредственный физический контакт, позволяющий агрессору изменить свое эмоциональное состояние. На значение физического контакта для снижения уровня эмоциональной напряженности указывали и другие авторы (Waal, Ren, 1988).

Внешним буферным механизмом, действующим на групповом уровне у макаков, является вмешательство третьей особи. Это могут быть агрессивные действия более высокоранговой особи, направленные на агрессора или на обоих участников конфликта. Такие буферы эффективно используются в группах с четко выраженной иерархией. В этих условиях функция га-

шения агрессии — одна из основных для лидера группы (Bernstein, 1981).

Торможение и предупреждение агрессии могут происходить и опосредованно при участии более высокоранговой особи, когда она проявляет дружелюбное поведение в направлении объекта агрессии.

Еще один внешний механизм торможения агрессии на групповом уровне основан на переключении внимания нападающего с объекта на другую особь, что может быть выражено в двух формах: например, у макаков отмечено использование детенышей объектом агрессии (Dunbar, 1984) и дружелюбное поведение третьей особи (чаще всего контактное, направленное на агрессора). Первая форма оказывается наиболее эффективной, как правило, у макаков и павианов в мультисамцовых группах с относительно постоянным составом взрослых самцов, где каждый из них может являться потенциальным отцом детеныша (Hugh, 1977). При этом цвет меха детеныша, по-видимому, служит сигналом торможения (Ransom, 1971). Использование детенышей в агрессивных ситуациях может преследовать несколько целей в зависимости от того, кто является участниками этого взаимодействия. Как показал Р. Данбар (Dunbar, 1984), если самец-лидер использует детеныша в конфликтах с чужаками, то в этом случае он демонстрирует защиту своего потомства. Когда же молодой самец геллады использует детеныша при взаимодействии с лидером, который чаще всего является их родным отцом, есть все основания считать, что такое поведение направлено на обеспечение собственной безопасности молодого самца. Именно данный вариант мы наблюдали в группе бурых макаков. Молодой самец вообще много времени проводил в контактах с детенышами и подростками: сидел, обнимая, успокаивал, груминговал, играл. Такая стратегия поведения, возможно, и объясняет причину, по которой в значительном числе случаев (50% в исследованиях Данбара и, соответственно, 86% в группе бурых макаков и 83% в группе макаков яванских в наших исследованиях) детеныши сами активно инициировали свое участие во взаимодействиях лидера и подчиненного молодого самца. Спорным при этих обстоятельствах является вопрос о том, кто же извлекает большую пользу из подобного поведения — детеныш или самец-субдоминант. Не исключено, что участие детеныша в таком взаимодействии играет положительную роль в процессе его социализации, способствует установлению его контактов с другими самцами группы и может положительно сказаться на его будущем социальном статусе, благоприятно влияет на установление связей с лидером группы.

Существует и еще одна точка зрения о функции данного поведения. Согласно ей использование детеныша в агонистических ситуациях подчиненным самцом может побудить мать детеныша прийти на помощь последнему (Dunbar, 1984). В наших исследованиях, однако, подобные случаи не были зафиксированы.

Много общего с агонистическим буфером имеет также объединение нескольких более слабых самцов против сильного, что позволяет изменить соотношение сил и снижает возможность проигрыша слабой особи (Parker, 1978).

Из всех изученных нами видов макаков максимальное разнообразие буферных и предотвращающих элементов наблюдается у бурых макаков. У данного вида наибольшее развитие получают одновременно позные, жестовые и мимические элементы. Вероятно, это может быть связано с наземным образом жизни, особенностями организации группы — особи постоянно тесно взаимодействуют друг с другом (большая частота груминга, объятий, тесных контактов), индивидуальные расстояния между особями малы, а также с отчетливо выраженной психологической ориентацией на объединение с сородичами.

Павианы, по-видимому, находятся на сходном с макаками филогенетическом уровне развития. У них отмечены и сходные механизмы гашения и предупреждения агрессии. Однако у павианов отсутствуют ольфакторные буферы и не отмечено применения манипуляционной активности для предотвращения агрессии.

Отметим особенности развития буферных элементов у низших узконосых обезьян. Мы уже сказали, что раньше других в эволюции на групповом уровне появляются, по-видимому, мимические формы гашения агрессии. Развитие этого типа буферов идет по пути специализации от их использования для предупреждения и торможения агрессии одновременно к использованию только в качестве буфера или только умиротворяющего сигнала. Например, оскал с криком у гусаров — выражение, тормозящее и предупреждающее агрессию, у макаков и павианов — только буфер. Чмоканье у павианов в отличие от макаков никогда не ответ на угрозу, а только предупредительный элемент.

Позные и жестовые элементы-буферы возникают, вероятно, на уровне павианов и макаков и не претерпевают специализации.

Отсутствие манипуляционной активности в качестве предупреждения агрессии у самцов павианов, возможно, связано с их крайней специализацией для выполнения функций контролирующего животного: самцы регулируют взаимоотношения особей в группе и поддерживают ее стабильность, непищевые объекты, как правило, их внимание не привлекают.

На более высоком филогенетическом уровне — у антропоидов, по-видимому, происходит замена основных типичных для низших узконосых обезьян буферов на такие, как игровое лицо, игра, манипуляционная активность, поцелуи, касание губами анальной области. Важную роль наряду с этим продолжают играть автогруминг, груминг, касание рукой, объятия (Waal, Ren, 1988). Подробные исследования взаимосвязи манипуляционной активности и агрессивного поведения позволили установить, что на уровне антропоидов манипуляционная активность не только предотвращает агрессивное поведение, но и начинает играть важную роль в его торможении. Таким образом, на

уровне антропоидов происходит расширение сферы применения манипуляционной активности.

Общее количество буферных и предупредительных механизмов у антропоидов оказалось меньше, чем у павианов и макаков. Здесь, по-видимому, снова прослеживается связь с экологией и образом жизни вида. Например, минимальное число буферов наблюдали у ведущих древесный и семейный образ жизни гиббонов и одиночный образ жизни — орангов. Структура стада у шимпанзе и горилл менее жесткая, чем у павианов. Живут эти виды в тропическом лесу, чем, по нашему мнению, объясняется уменьшение числа умиротворяющих и тормозящих демонстраций.

У антропоидов, вероятно, достигается повышение эффективности буферных элементов. Так, например, игра является одним из наиболее совершенных буферов, она представляет собой комплекс разнообразных и достаточно вариабельных элементов поведения. Переход в игру возможен из агрессивного поведения любой интенсивности, игра позволяет выяснить отношения конфликтующим особям мирным путем.

Исследования закономерностей развития механизмов торможения и предупреждения агрессии в ряду обезьян от мартышек до антропоидов позволяет сделать некоторые предположения об их функционировании у протогоминид. Эффективные, разнообразные буферы агрессии имели для них исключительно важное значение, так как позволяли гармонично сочетать усложнение групповой организации и возрастающую автономию отдельных особей. В этих условиях должны были развиваться внешние и внутренние буферы на индивидуальном и групповом уровнях. Совершенствовались механизмы саморегуляции агрессии, повышалась, по-видимому, эффективность сигналов объектов агрессии, останавливающих нападение. Качественный напор буферов, вероятно, был сходен с антропоидами. Возрастали частота и значение таких универсальных буферов, как манипуляционная активность и игра. Возможно, данные механизмы торможения агрессии играли важную роль не только на внутригрупповом уровне, но и для урегулирования межгрупповых конфликтов. Модели внешних буферов агрессии, связанные с действием высокоранговой особи, скорее всего нужно выбирать на уровне макаков или павианов (кроме павианов гамадрилов) с их сложной, сплоченной групповой организацией. Можно также предположить появление у протогоминид новых буферов агрессии и возрастание роли звуковых сигналов в качестве самостоятельных тормозов, отмеченных ранее у павианов гамадрилов и бурых макаков.

Исследование этологических механизмов торможения и предотвращения агрессии в сравнительном ряду у приматов, несомненно, может способствовать не только восстановлению аналогичных стереотипов у протогоминид, но и выявлению универсальных филогенетически врожденных механизмов у современного человека. Важное условие, необходимое для реализации стереотипов торможения агрессии,— установление непосредственного взаимного контакта между двумя и более особями (агрессорами и их жертвами). Врожденные буферы связаны с проявлением универсальных для всех без исключения человеческих обществ комплексов поведения, таких, как плач, мимика страха, жест защиты.

Улыбка и смех человека представляют собой другой пример кросс-культурных общечеловеческих мимических движений, используемых для снятия напряженности и враждебности у адресата. Как показывают сравнительно-этологические исследования, эти поведенческие элементы обнаруживают филогенетическую связь с мимикой страха у обезьян (обнаженными зубами) и игровой мимикой (игровое лицо), характерной для антропоидов в моменты дружелюбных взаимодействий, особенно в игре (Eibl-Eibesfeldt, 1975; Hind, 1987a). Зачастую в качестве тормоза агрессии выступает внешний вид особи, например особенности строения лица и тела, придающие ей некоторое сходство с младенцем. Как и во взаимодействиях у обезьян, телесные контакты — объятия, поцелуи, касания и поглаживания рукой — используются человеком для успокоения, восстановления дружественных отношений. Торможение агрессии на индивидуальном уровне во многом связано с особенностями психики и часто реализуется через подсознание. Наряду с буферами агрессии на уровне индивидуальных взаимодействий, имеющими, по всей вероятности, биологическую природу, у человека существенную роль в регулировании внутригрупповых и межгрупповых конфликтов играют социальные — культурные стереотипы. Связанные с торможением агрессии культурные стереотипы представляют собой специфически человеческое явление. В его основе лежат социальные механизмы. Роль культурных буферов агрессии чрезвычайно велика. Благодаря системе выработанных культурных ритуалов, понятных всем представителям данной общности, осуществляется урегулирование групповых конфликтов. Например, В. Тэрнер (1983) описывает сложные механизмы восстановления социальной структуры и сглаживания социальных конфликтов у одной из народностей Африки — ндэмбу. В качестве механизма торможения и предотвращения агрессии выступает гадание как специфическая форма социального анализа, в процессе которого скрытые конфликты проявляются таким образом, что их можно преодолеть с помощью традиционных и институционизированных процедур. Функцию торможения агрессии могут выполнять ритуалы обмена подарками между группами, приглашение к совместной трапезе, раскуривание трубки, исполнение танцев и многое другое.

уровне антропоидов происходит расширение сферы применения манипуляционной активности.

Общее количество буферных и предупредительных механизмов у антропоидов оказалось меньше, чем у павианов и макаков. Здесь, по-видимому, снова прослеживается связь с экологией и образом жизни вида. Например, минимальное число буферов наблюдали у ведущих древесный и семейный образ жизни гиббонов и одиночный образ жизни — орангов. Структура стада у шимпанзе и горилл менее жесткая, чем у павианов. Живут эти виды в тропическом лесу, чем, по нашему мнению, объясняется уменьшение числа умиротворяющих и тормозящих демонстраций.

У антропоидов, вероятно, достигается повышение эффективности буферных элементов. Так, например, игра является одним из наиболее совершенных буферов, она представляет собой комплекс разнообразных и достаточно вариабельных элементов поведения. Переход в игру возможен из агрессивного поведения любой интенсивности, игра позволяет выяснить отношения конфликтующим особям мирным путем.

Исследования закономерностей развития механизмов торможения и предупреждения агрессии в ряду обезьян от мартышек до антропоидов позволяет сделать некоторые предположения об их функционировании у протогоминид. Эффективные, разнообразные буферы агрессии имели для них исключительно важное значение, так как позволяли гармонично сочетать усложнение групповой организации и возрастающую автономию отдельных особей. В этих условиях должны были развиваться внешние и внутренние буферы на индивидуальном и групповом уровнях. Совершенствовались механизмы саморегуляции агрессии, повышалась, по-видимому, эффективность сигналов объектов агрессии, останавливающих нападение. Качественный напор буферов, вероятно, был сходен с антропоидами. Возрастали частота и значение таких универсальных буферов, как манипуляционная активность и игра. Возможно, данные механизмы торможения агрессии играли важную роль не только на внутригрупповом уровне, но и для урегулирования межгрупповых конфликтов. Модели внешних буферов агрессии, связанные с действием высокоранговой особи, скорее всего нужно выбирать на уровне макаков или павианов (кроме павианов гамадрилов) с их сложной, сплоченной групповой организацией. Можно также предположить появление у протогоминид новых буферов агрессии и возрастание роли звуковых сигналов в качестве самостоятельных тормозов, отмеченных ранее у павианов гамадрилов и бурых макаков.

Исследование этологических механизмов торможения и предотвращения агрессии в сравнительном ряду у приматов, несомненно, может способствовать не только восстановлению аналогичных стереотипов у протогоминид, но и выявлению универсальных филогенетически врожденных механизмов у современного человека. Важное условие, необходимое для реализации стереотипов торможения агрессии,— установление непосредственного взаимного контакта между двумя и более особями (агрессорами и их жертвами). Врожденные буферы связаны с проявлением универсальных для всех без исключения человеческих обществ комплексов поведения, таких, как плач, мимика страха, жест защиты.

Улыбка и смех человека представляют собой другой пример кросс-культурных общечеловеческих мимических движений, используемых для снятия напряженности и враждебности у адресата. Как показывают сравнительно-этологические исследования, эти поведенческие элементы обнаруживают филогенетическую связь с мимикой страха у обезьян (обнаженными зубами) и игровой мимикой (игровое лицо), характерной для антропоидов в моменты дружелюбных взаимодействий, особенно в игре (Eibl-Eibesfeldt, 1975; Hind, 1987a). Зачастую в качестве тормоза агрессии выступает внешний вид особи, например особенности строения лица и тела, придающие ей некоторое сходство с младенцем. Как и во взаимодействиях у обезьян, телесные контакты — объятия, поцелуи, касания и поглаживания рукой — используются человеком для успокоения, восстановления дружественных отношений. Торможение агрессии на индивидуальном уровне во многом связано с особенностями психики и часто реализуется через подсознание. Наряду с буферами агрессии на уровне индивидуальных взаимодействий, имеющими, по всей вероятности, биологическую природу, у человека существенную роль в регулировании внутригрупповых и межгрупповых конфликтов играют социальные — культурные стереотипы. Связанные с торможением агрессии культурные стереотипы представляют собой специфически человеческое явление. В его основе лежат социальные механизмы. Роль культурных буферов агрессии чрезвычайно велика. Благодаря системе выработанных культурных ритуалов, понятных всем представителям данной общности, осуществляется урегулирование групповых конфликтов. Например, В. Тэрнер (1983) описывает сложные механизмы восстановления социальной структуры и сглаживания социальных конфликтов у одной из народностей Африки — ндэмбу. В качестве механизма торможения и предотвращения агрессии выступает гадание как специфическая форма социального анализа, в процессе которого скрытые конфликты проявляются таким образом, что их можно преодолеть с помощью традиционных и институционизированных процедур. Функцию торможения агрессии могут выполнять ритуалы обмена подарками между группами, приглашение к совместной трапезе, раскуривание трубки, исполнение танцев и многое другое.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ПЕРЕДАЧА ТРАДИЦИЙ В ГРУППАХ У НИЗШИХ УЗКОНОСЫХ ОБЕЗЬЯН И АНТРОПОИДОВ. ПРОБЛЕМА ЭВОЛЮЦИИ ОРУДИЙНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Вряд ли можно считать случайным тот факт, что тенденции к созданию устойчивых групповых традиций в наиболее яркой форме представлены у видов с мультисамцовой организацией и развитыми матрилинейными связями, в частности у некоторых видов макаков и шимпанзе (McGrew, 1974; Tsumori, 1967). Традиции представляют собой своеобразное проявление качественного полиморфизма поведения вида на межгрупповом уровне. У японских макаков традиции сопряжены, как правило, с пищевым поведением (мытье сладкого батата и зерен злаков). В ряде случаев отмечены также традиции, связанные с непищевыми объектами. Г. Итон описал катание снежных шаров в одной из популяций японских макаков (Eaton, 1972). Отмечены также традиции, связанные с обработкой корма, в группах бурых макаков и лапундеров. В одной группе бурых макаков особи перед употреблением в пищу размачивали гранулированный корм, запихивая его в воду, скопившуюся в трещинах пола; в другой — перетирали корм, катая его между ладонями и слизывая образовавшийся порошок; в третьей группе гранулы тщательно растирались похлопыванием ладонями о субстрат, перемежающимся с трущими движениями. Только в одной из трех исследованных нами групп макаков лапундеров особи размачивали корм. В качестве традиции, вероятно, следует рассматривать игру с водой, отмеченную в одной группе макаков резусов и в двух группах бурых макаков. Как правило, особи разбрызгивали воду движением ладони или прыгали с разгона в лужу, наблюдая при этом за летящими брызгами. И только в одной группе бурых макаков самки и подростки играли иначе: они внимательно следили за тем, как на воде образуются пузыри, затем осторожно брали эти пузырьки двумя пальцами и подносили к глазам, пытаясь рассмотреть. Такие действия повторялись многократно и вызывали живой интерес со стороны окружающих.

Как показали наблюдения за японскими макаками, новые традиции распространялись в группах по определенной схеме, связанной с особенностями социальной организации (рис. 11). Быстрее всего эти традиции осваивали подростки и молодые самки (рис. 12). Приобретенный навык распространялся прежде всего среди родственников (Sheurer, Thierry, 1985). Особи старше 11 лет в момент появления инновации практически не могли ее

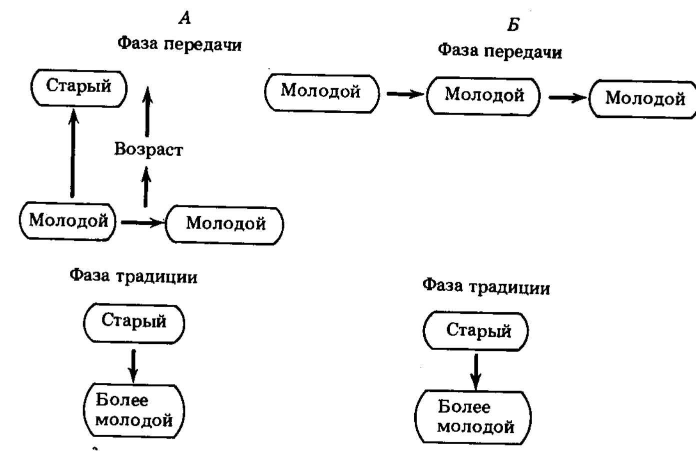


Рис. 11. Каналы передачи для
А — культурного поведения; *Б* — игры с камнями (дана по Huffman, 1984)
Стрелки указывают направления, в которых осуществляется освоение навыка

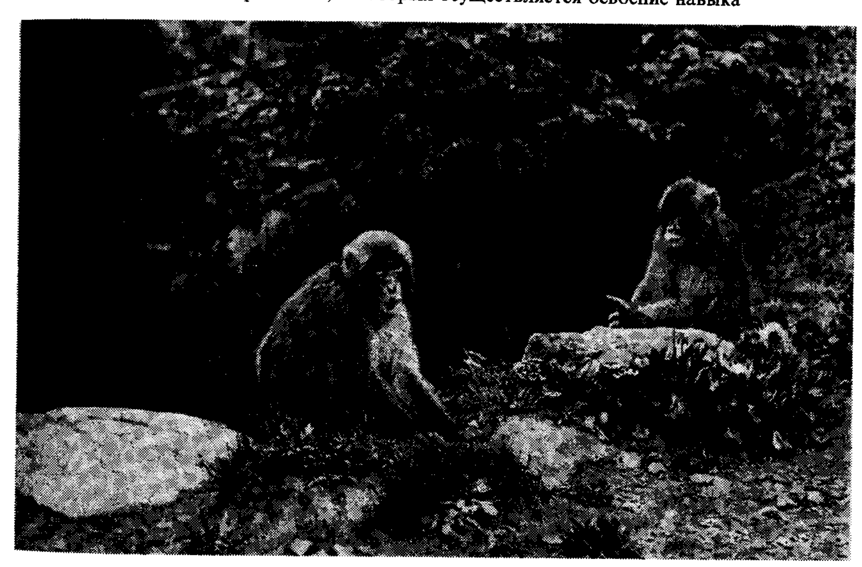


Рис. 12. Японские макаки известны не только своими многочисленными пищевыми традициями. Они — один из немногих видов обезьян, освоивших водную среду: с детства играют в воде, умеют хорошо плавать и нырять (Арашияма, Япония, 1991 г.)

освоить. Новый навык осваивали отдельные взрослые самцы, контактирующие с подростками в центре группы (Tsumori, 1967). Навык очень медленно распространялся среди неполовозрелых самцов, находящихся на периферии группы и менее всего контактирующих с родителями и подростками. Установившись в группе, традиция передавалась от матери к детенышам.

Вот как описывался один из экспериментов с целью выяснить, как у обезьян вырабатываются новые навыки. Живущим в заповедниках Японии японским макакам давали подкормку — клубни сладкого картофеля. Однажды 16-месячная самка вместо того, чтобы обтереть клубень от песка лапами, как это делали остальные, пошла к ручью и вымыла клубень в воде. Через 9 лет так поступали уже 70% обезьян ее стада и 90% тех, кто родился после появления нового навыка. Другая молодая самка пошла, видимо, случайно не к ручью, а к берегу моря и вымыла клубень в соленой воде. Привкус соли понравился ей, и она стала поступать так постоянно, а вслед за ней и другие члены ее стада. Чтобы идти с клубнями к берегу моря, макаки научились проходить до 50 м на задних конечностях, держа клубни в передних. Они также научились плавать.

Как же передавались эти и другие навыки? В результате длившихся более десяти лет наблюдений и опытов выяснилось, что сначала новые привычки возникли у молодняка, который передавал их своим матерям. Животные, родившиеся после возникновения нового обычая, перенимали его от своих матерей. Дольше всех не усваивали новое взрослые самцы. Таким образом, если в генетическом плане самки обеспечивают стабильность, а самцы — изменчивость, то в поведенческом соотношение противоположное: самки и их потомство обеспечивают вариабельность поведения, а взрослые самцы воплощают «консервативное начало».

Потенциальные когнитивные способности обезьян известны в настоящее время далеко не полностью, что подтверждается результатами многолетних наблюдений японских приматов. Японские макаки не только демонстрируют новые вариации способов мытья бататов и бобов, но и освоили навыки употребления в пищу рыбы (Rawai, 1987). Добывают рыбу разными путями — крадут у рыбаков и ловят сами. Характерно, что новые обычаи изобрели подчиненные периферийные и одиночно живущие самцы, а затем эта традиция распространилась среди других членов группы. Новые способы мытья бататов также изобретены подчиненными животными.

Следует сказать, что научение нововведениям происходит у обезьян путем имитации. Однако когда речь идет о передаче уже освоенного навыка от матери к детенышу, то здесь возможны случаи специального «обучения»: любые попытки детеныша уклониться от освоения навыков пресекаются наказанием со стороны матери (Nishida, 1987). Тот же автор подчеркивает уникальность данного явления у приматов по сравнению с другими млекопитающими.

Давно уже стало ясно, что социальное влияние может стимулировать или ингибировать передачу навыка другим членам группы. Степень распространения новых пищевых традиций в разных группах японских макаков и павианов анубисов, например, зависела от индивидуальных качеств особей, прежде всего



Рис. 13. Молодые резусы с большим интересом исследуют новые предметы, попадающие к ним в вольеру. Молодой самец манипулирует деревянным кубиком, «изучая» его возможности

лидера группы (Box, Fragaszy, 1986). Хотя отдельные случаи индивидуальной практики мытья бататов и были отмечены в нескольких популяциях, однако социальная традиция такого поведения возникла лишь в кашимской популяции.

Некоторые исследователи особо обращают внимание на то, что традиции, связанные с пищевым поведением, не только являются результатом социального научения, но в какой-то мере отражают генетическую программу данного вида (Wheatley, 1988). Мы согласны с К. Э. Фабри, что подражательные действия высших животных содержат такие элементы, которые явно имели прямое отношение к предыстории человеческих форм общения. Трудно себе представить зарождение у наших предков трудовой деятельности без подражания (Фабри, 1974). Это высказывание вполне относится к подражательным действиям пищевого характера у японских макак.

Уровень манипулирования и наблюдение за действиями других членов группы являются, по всей видимости, видоспецифическими характеристиками, связанными прежде всего с особенностями адаптации вида к среде обитания. Эти различия сохраняются в неволе, хотя в данном случае и не приносят ощутимых выгод особям (рис. 13). В качестве примера рассмотрим частоту манипулирования галькой и ветками, разрывание грунта у двух близкородственных видов — макаков бурых (три группы) и макаков резусов (одна группа), содержащихся в абсолютно идентичных условиях — вольерах природного типа одинаковой площади и формы, расположенных в непосредственном соседстве друг с другом (табл. 21). Как видно по данным таблицы, средние показатели частоты индивидуальной манипуляционной активности и наблюдения за действиями других особей достоверно отличаются при сравнении на видовом уровне. Наблюдения за манипулированием других членов группы вообще отсутствовали в группе макаков резусов. Возможно, что и в природных условиях для макаков резусов такая практика менее типична. Напротив, наблюдения за манипулированием других членов группы было распространенным поведением во всех группах бурых макаков.

Таблица 21. Средняя частота наблюдений за манипулированием и спонтанного манипулирования в группах у макаков бурых и резусов ($t=10$ 30-минутных отрезков времени для каждой фокальной особи)

Вид, группа	Число особей, исследованных фокально	Средние значения и стандартная ошибка средней
Макаки бурые		1,39±0,59
Группа 1 (а, б)	18	0,17±0,12
♂♂		
Группа 2 (а, б, в)	21	1,38±035
(В-212)		0,67±0,19
		15,85±3,32
Группа 3 (а, б, в)	11	0,54±0,20
(В-611)		0,36±0,15
		28,90±3,27
Макаки резусы	20	0
Группа 4 (а, б, в)		0
(В-732)		8,75±1,41

Примечания: а — частота наблюдений фокальной особи за манипулированием других членов группы; б — частота наблюдений других членов группы за манипулированием фокальной особи; в — частота спонтанного манипулирования фокальной особи.

Правда, в группах с естественным для вида составом средняя частота наблюдений фокальной особи за манипулированием была достоверно выше, чем в группе, состоящей из одних взрослых самцов. Эти различия нельзя отнести за счет более активного участия подростков в наблюдении за манипулированием половозрелых членов группы, так как такое наблюдение отражает лишь частоту этого параметра поведения, вычисленную исключительно для половозрелых особей — объектов нашего фокального исследования. Сравнения средней частоты манипулирования в каждой из групп бурых макаков с группой макаков резусов проводились попарно. Различия между средними по всем парам оказались больше, чем удвоенная стандартная ошибка различий средних, и, следовательно, были достоверны:

Гр. 1 и гр. 4: $SE_{\bar{x}_1-\bar{x}_4}=0{,}87$ $\bar{x}_1-\bar{x}_4=1{,}80$; $2SE=1{,}74$

Гр. 2 и гр. 4: $SE_{\bar{x}_2-\bar{x}_4}=1{,}02$ $\bar{x}_2-\bar{x}_4=7{,}10$; $2SE=2{,}04$

Гр. 3 и гр. 4: $SE_{\bar{x}_3-\bar{x}_4}=1{,}14$ $\bar{x}_3-\bar{x}_4=20{,}15$; $2SE=2{,}28$

Каким образом в эволюции предков гоминид могла возникнуть тенденция к использованию орудий? Для понимания этого полезна модель, предложенная М. Хоффманом и Д. Кват (Huffman, Quiatt, 1986), построенная на основе анализа нового протокультурного навыка в Арашиямской колонии японских макаков. Здесь в 1979 г. отдельные особи стали бесцельно (возможно, в виде игры) переносить камни с места на место. Такое поведение распространилось и закрепилось в группе путем социального научения и стало неотъемлемой частью поведенче-

ского репертуара особей. Чаще всего оно отмечалось на кормовых площадках после еды. С 1984 г. молодые животные начали переносить камни с пищевых площадок в лес, перемежая манипулирование камнями с пищевой активностью. Авторы считают, что в этих условиях перенос камней мог бы привести к их случайному использованию в качестве орудий. Таким образом, уже у макаков (на уровне низших узконосых обезьян) складываются все необходимые исходные условия для возникновения орудийной деятельности: развитие исследовательской активности, потребность в манипулировании непищевыми объектами в игровом контексте; социальная структура, способствующая аккумуляции и распространению в поколениях полезных инноваций.

В настоящее время, по-видимому, следует признать, что макаки способны использовать орудия в контексте пищевого и комфортного поведения. Об этом свидетельствуют данные по львинохвостым макакам, полученные Г. Вестерхаром (Westergaard, 1988). В его экспериментах животные не только использовали прутья для доставания сиропа, но и стали спонтанно изготовлять их, подгоняя размеры неподходящих прутьев до нужной величины. Мы наблюдали, как самцы бурых макаков ветками подтягивали к себе листья находящихся за пределами вольеры кустов. Другие авторы описывают случай спонтанного использования стебля тонкинским макаком для удаления слизи из носа (Bayart, Anderson, 1985).

Протокультура у обезьян существенно отличается от, казалось бы, аналогичного поведения других млекопитающих по ряду параметров (Nishida, 1987): 1) протокультурные традиции отмечены у значительного числа видов приматов и варьируют в популяциях одного вида; 2) они характеризуются подлинной имитацией путем научения; 3) передача традиций и их распространение в группе включают поведение, напоминающее процессы обучения у человека; 4) социальная организация групп у обезьян позволяет передавать навык по разным каналам, не ограничиваясь направлением от матери к детенышам.

Орудийные традиции антропоидов представляют собой скорее всего качественно новое явление в филогенезе приматов. О потенциальных способностях антропоидов использовать предметы было известно уже в начале XX в. Однако считалось, что они способны видоизменять в своих целях палки, ветки, веревки, но не могут создавать «вторичного» орудия с помощью уже имеющегося орудия. Вместе с тем еще в 70-х годах В. В. Бунак высказал мнение, что антропоиды (шимпанзе и гориллы) по умственному потенциалу и морфологически способны изготовлять орудия труда, но реализации этого потенциала на практике препятствует прежде всего их неспособность длительно сосредоточиться на чем-нибудь, а также тормозить посторонние импульсы (Бунак, 1975).

Дополняя эту мысль, Г. Ф. Хрустов утверждал, что у антропоидов есть своеобразный психологический, опирающийся также на физиологический механизм барьер, препятствующий не

только самостоятельному изготовлению каменного орудия с помощью предмета-посредника, но и решению этой задачи путем подражания (Хрустов, 1976). Фактически этот вывод был опровергнут результатами приматологических исследований 70—80-х годов.

Табл. 22 дает некоторые представления о распространенности орудийной деятельности в популяциях разных видов антропоидов (по Mc. Grew, 1990).

Так, уже 20 лет назад австралийский исследователь В. Райт за десять занятий научил орангутана изготовлять одно из важнейших орудий первобытных людей — отщепы и затем перерезать ими веревки, которыми были связаны ящики с пищей. Действия орангутана в этом эксперименте не ограничивались имитацией действий человека. Отколов от камня меньший отщеп, чем ему было показано (это потребовало соответственно меньше времени и усилий), орангутан зажал его не в пальцах (для этого отщеп был слишком мал), а в зубах и успешно пытался с его помощью разрезать веревку (Wright, 1972). Опыты по изготовлению орангутанами орудий проводились и позднее (King, 1986).

Известны также случаи, когда шимпанзе употребляли в качестве орудий осколки кости, полученные посредством раскалывания кости камнем (Kitahara-Frish et al., 1987).

В природных условиях все исследованные популяции шимпанзе вне зависимости от того, живут ли они в лесу, лесосаванне или саванне, регулярно используют орудия для различных целей (Goodall, 1973; Mc. Grew, Tutin, Baldwin, 1981).

Большинство орудий, изготовленных из растений, шимпанзе подвергают предварительной обработке, каменные орудия ими не обрабатываются.

Орудия шимпанзе, по В. Макгрею, распадаются на три функциональные категории: приспособления для еды и питья, оружие и средства личной гигиены. Наиболее распространенные из них те, которые помогают получить воду или пищу. Это стебли или ветки для ужения термитов, муравьев, добычи меда, губки из листьев, чтобы набрать воду в дуплах деревьев, камни-молотки для разбивания орехов. В некоторые периоды года орудия используются в 10—15% всего времени кормления (Mc. Grew, 1974, 1989).

Ужение термитов носит сезонный характер, а ужением муравьев шимпанзе занимаются в течение всего года. Энтомофагия характеризуется локальными традициями в популяциях шимпанзе, связанными с выбором объектов в качестве орудий. По данным Г. Телеки (Teleki, 1974), характер орудийной деятельности в трех популяциях шимпанзе, несмотря на очевидное сходство экологических условий, существенно различался: особи из популяции Б для ужения термитов применяли палки и ветки, в популяции В — травинки и стебли, а шимпанзе из популяции А вообще не употребляли орудий и доставали термитов руками.

Таблица 22. Использование орудий обезьянами в различных условиях обитания

Вид	Клеточные условия		На воле	
	спонтанные	в эксперименте	влияние человека	«дикая» популяция
Шимпанзе	++	++	++	++
Орангутан	++	++	++	+
Бонобо	++	?	+	−
Горилла	+	+	+	−−
Гиббон	+	?	+	+
Капуцин	++	++	?	+

Примечания: ++ — отмечено неоднократно для нескольких особей в нескольких популяциях; + — отмечено хотя бы единожды; −−− — отсутствует на протяжении многочисленных исследований в нескольких популяциях; −− — не отмечено, но данные недостаточны; ? — наблюдения не проводились.

Орудийная деятельность, связанная с ужением термитов, отмечена к настоящему моменту в девяти регионах Африканского континента. Причем, как показали наблюдения В. Макгрю и М. Роджера, орудия в пределах одной популяции (всего найдено было 30 предметов), предназначенные для ужения термитов, носили следы сходной обработки и имели стандартную длину 68—76 см (Mc. Grew, Roger, 1983).

В 80-е годы появились сообщения из Танзании и Сьерра-Леоне о регулярном использовании камней для разбивания орехов с твердой скорлупой в популяциях шимпанзе (Boesh, Boesh, 1981; Whitesides, 1985). В качестве молотка они применяли камни из гранита, кварцита или латерита, а наковальней им служили крупные камни, горизонтальные ветви деревьев или отдельные поваленные на землю стволы деревьев твердых пород. Всего Бошами было найдено 210 таких молотков (Boesh, Boesh, 1984). Максимальный вес молотка достигал 9 кг. Сообщается, что шимпанзе переносили орехи и молотки к наковальням, причем в ряде случаев латеритовые молотки транспортировали на расстояние до 500 м, а гранитные — до 50 м.

Были выявлены отчетливые половые различия, связанные с техникой удара при разбивании ореха, выбором молотка: самки предпочитали меньшие по размерам и более легкие камни, а самцы — более тяжелые. Техника удара у самок была совершеннее и требовала меньшего расхода энергии: разбивая орех, самки преимущественно двигали руками, а самцы при этом энергично двигали головой, шеей, плечами (Boesh, Boesh, 1981, 1984). Выяснилось также, что самки чаще производили технически более сложные операции по раскалыванию орехов Coula и относительно чаще раскалывали орехи Panda с более прочной оболочкой. Они опережали самцов по скорости раскалывания ореха и добивались успеха при меньшем числе ударов. В целом существенно большее число самок занималось раскалыванием орехов, чем самцов.

Детеныши предпринимали первые попытки расколоть орех в возрасте 2 лет и в 4 года окончательно осваивали этот навык, «искусство» же ужения термитов приходит к ним несколько позднее — в 5,5 лет. Матери принимают активное участие в обучении дочерей, награждая их за внимание орехами или лаской, дают им свои орудия. В популяции Таи взрослые самки делились орехами с детенышами и подростками (42 случая), реже делились друг с другом сиблинги (6 случаев). Зарегистрированы также отдельные случаи дележа орехами самок с самцами (Boesh, Boesh, 1984).

Использование орудий отмечено в популяции из Таи и в момент поедания добытого мяса. Особи разбивали черепную крышку жертвы, чтобы получить доступ к головному мозгу, применяя для этого протоорудийное поведение, известное у других популяций для добывания сердцевины из фруктов с твердой скорлупой. Держа двумя руками предмет, они ударяли им о ствол или корень дерева. Для добывания же костного мозга из длинных костей шимпанзе применяли истинное орудийное поведение: расколов головку кости зубами, они погружали в костный мозг тонкие палочки и затем их облизывали (Boesh, Boesh, 1989. P. 565). Сходное поведение известно для других популяций при ужении термитов. Эти данные свидетельствуют о том, что антропоиды (в частности, шимпанзе) уже обладают исключительно широкой поведенческой нормой реакции и выраженным полиморфизмом поведения, способны переносить и экстраполировать модели поведения из одного контекста в другой.

Гораздо более редки случаи использования шимпанзе на охоте предметов-посредников (необработанных камней). Например, Ф. Плой наблюдал, как старый самец шимпанзе во время столкновения с дикими свиньями на охоте бросил камень во взрослую свинью, отгоняя ее от детеныша. Камень ударил свинью, и это позволило шимпанзе поймать поросенка (Plooij, 1978). В общей сложности четыре подобных случая зафиксированы в Гамбе (Танзания) и Таи (Кот-Д'Ивуар).

В использовании орудий имеются половые различия. Так, при кормлении самки используют орудия втрое чаще, чем самцы: они гораздо больше занимаются ужением термитов (Mc. Grew, 1974). В то же время самцы гораздо чаще используют различные предметы как оружие. Это и размахивание ветками, и хлестание ими своих противников, и бросание — как неприцельное, так и прицельное — предметов (в большинстве случаев камней) в других шимпанзе, павианов, людей (Goodall, 1968, 1970; Kortlandt, 1986; Mc. Grew, 1987). Шимпанзе обоего пола в гигиенических целях используют листья, обтираясь от экскрементов, мочи, спермы и т. д.

Таким образом, накопленный в последние годы материал по шимпанзе, обитающим в природных условиях, указывает на то, что представители этого вида не только обладают высокими потенциальными возможностями к орудийной деятельности, но

и реализуют их постоянно в различных контекстах поведения (пищевом, социальном, охоте, защите и т. д.). Орудийная деятельность не является исключительным свойством немногих одаренных представителей данного вида и не требует вмешательства со стороны человека (экспериментатора) дополнительного обучения. Орудия применяются многими особями в природных популяциях постоянно и с разнообразными целями. Способность к применению орудий у шимпанзе, по-видимому, имеет врожденный характер, однако для реализации это поведение требует длительного процесса научения путем наблюдения за действиями старших особей, обучения со стороны матери и других членов группы (как в случае с разбиванием орехов). Шимпанзе обнаруживают генетическую предрасположенность к орудийному поведению, однако она реализуется лишь в самом общем виде. Конкретная форма орудийной практики связана с «культурными традициями» группы, в которой обитает особь.

Орудийную деятельность шимпанзе, на наш взгляд, неправомерно рассматривать как исключительно условно-рефлекторную (Семенов, 1989). Термин «условно-рефлекторное (поведение)» вообще не применим к этологическим проблемам. Он был введен физиологами и в сущности отражает физиологический процесс, реакцию организма на ранее индифферентный раздражитель. В основе условного рефлекса лежит формирование новых или модификация существующих нервных связей, происходящие в индивидуальной жизни животных и человека под влиянием изменений внешней и внутренней среды. Это временные связи, которые тормозятся при отмене подкрепления (Словарь физиологических терминов, 1987. С. 390). Однако следует помнить, что всякая физиология поведения является скорее «внутренним механизмом его реализации, но не причиной и движущей силой» (Овсяников, Бадридзе, 1989. С. 1016). Как справедливо указывают данные авторы, для объяснения поведенческого феномена существенную роль может играть понимание его «психологической обусловленности» (Там же. С. 1015).

Существенную роль в реализации орудийной деятельности играют элементарная рассудочная деятельность, память, способность к обобщению (Крушинский, 1977; Фирсов, 1982).

По-видимому, у антропоидов уже существуют потенциальные возможности для регулярного применения орудий и элементарной обработки последних применительно к непосредственным конкретным задачам. То, что основные наблюдения, связанные с орудийными традициями, сделаны в основном на шимпанзе, не означает ни в коей мере, что орангутаны или гориллы неспособны изготовлять и использовать орудия. Подтверждением тому являются вышеописанные эксперименты, проведенные в неволе с орангутанами. Использование орудий связано с экологическими и социальными условиями жизни конкретной популяции. Однако социальные условия играют существенно бóльшую роль в формировании орудийной деятельности антропоидов (Дерягина, 1986).

Именно социальная специфика скорее всего и объясняет факты существования традиций, применения орудий у шимпанзе в естественных популяциях и отсутствие таковых у орангутанов и горилл.

В литературе, посвященной проблемам происхождения орудийной деятельности, широкое распространение получила гипотеза ее эмоциональной основы Р. Холла, трактующая эту деятельность как часть агрессивного поведения, а использование орудий как выход эмоций (Дерягина, 1986). Гипотеза подчеркивает качественную уникальность целенаправленного бросания у обезьян по сравнению с другими животными и предполагает возникновение орудийной деятельности в агонистическом контексте. Сторонники другой точки зрения считают, что обезьяны стали впервые использовать орудия в повседневном поведении прежде всего для добывания пищи (Mc. Grew, 1974; Teleki, 1974). Данные последних лет об орудийном поведении обезьян в естественных условиях, как нам кажется, позволяют ближе подойти к решению указанного вопроса и свидетельствуют в пользу второй гипотезы. Анализ популяционных орудийных традиций у шимпанзе подтверждает также мнение Л. А. Фирсова (1982) об ароморфном характере этого поведения у высших обезьян по сравнению с другими животными.

Способность к мышлению, по-видимому, не должна рассматриваться как уникальное человеческое свойство. Элементарная рассудочная деятельность присуща многим животным не только из класса млекопитающих (Крушинский; 1977). Вполне реально предположить некоторое сходство процессов восприятия и психологии у человека и его ближайших генетических родственников-антропоидов (Rumbaugh, 1985).

Действительно, анализ социального поведения приматов, особенно высших, свидетельствует об их развитом социальном мышлении: животные способны сознательно дифференцировать в уме возможные альтернативные варианты и выбирать из них оптимальный (Reynolds, 1986). Примеры заранее хорошо спланированных действий описаны в группе шимпанзе (Waal, 1982). Заключались они в следующем: доминирующие самцы, желая получить поддержку самок, начинали вести себя подчиненным образом по отношению к ним; самец-соперник, стремящийся достичь доминантного статуса, наказывал самок за их контакты с лидером группы. Антропоиды демонстрируют отчетливое понимание мотивов поведения других особей, могут классифицировать других членов группы по рангу и родству (Hinde, 1983). Хорошо развитое социальное мышление, по мнению П. Рейнольдса (Reynolds, 1986), следует рассматривать как результат естественного отбора. Оно более экономично с энергетической точки зрения, так как особи, способные выбрать сразу оптимальный вариант, экономят значительное количество энергии по сравнению с животными, пробующими различные альтернативные варианты.

Важным качественным отличием антропоидов по сравнению с другими приматами, сближающими их с человеком, является способность к самоузнаванию и самоосознанию. Об этом свидетельствуют данные ряда авторов, исследовавших реакцию шимпанзе, орангутанов и горилл на свое отражение в зеркале и применивших зеркало для рассматривания частей тела, недоступных глазу (например, горла) (Gallup, 1987; Patterson, 1986; Rumbaugh, Savage-Rumbaugh, 1986).

Способность к самоузнаванию указывает на существование ряда уникальных когнитивных способностей и социальных стратегий, роднящих антропоидов с человеком. Какие же преимущества может дать особям самоузнавание? По мнению Г. Геллупа (Gallup, 1987), оно ведет к развитию различных социальных стратегий, основанных на самоанализе, которые в свою очередь могут явиться толчком (стимулом) к усложнению умственной деятельности. Этот же автор полагает, что самоузнавание у приматов побочный продукт социальной эволюции, связанной с необходимостью учитывать намерение и опыт других особей своего вида. Общие предки антропоидов и человека могли уже обладать способностью к самоузнаванию.

Сложные формы социального поведения, наследуемые социальные традиции, развитая орудийная деятельность однозначно свидетельствуют об исключительных потенциальных умственных возможностях антропоидов. Подтверждают это мнение и исследования, связанные с обучением антропоидов человеческому языку жестов (язык глухонемых) (Линден, 1981). Особенных успехов в освоении амслена достигли гориллы: 14-летняя самка по кличке Коко, прочно освоившая 500 знаков и способная спорадически употреблять до 1000 знаков, и 12-летний самец Михаэль, освоивший 250 знаков (Patterson, 1986). Шимпанзе и гориллы оказались способными самостоятельно строить предложения из трех — шести слов, применять усвоенные слова, комбинируя их для описания окружающей среды, чувств, желаний, общения друг с другом (Patterson, 1980, 1984; Линден, 1981). Гориллы не только демонстрировали способности к самоузнаванию, но и использовали в разговоре самореферентные обозначения «я», «мое» (myself, me, mine). У них отмечено чувство юмора, проявлявшееся в вербальных играх, сходных с играми детей 5—6-летнего возраста: зная названия вещей, они сознательно именовали их по-другому или приписывали не свойственные им качества. Отмечена способность использовать слова в непривычном контексте, например придавая им смысл ругательств; так, рассерженная шимпанзе Уошо применила в направлении слушателя в качестве ругательства слово «грязный» (Линден, 1981). Шимпанзе и гориллы могут понимать различие смысла предложений с изменившимся порядком слов.

Обучение антропоидов амслену позволило оценить их интеллектуальные способности сообразно определению этих качеств у человека: по оценке интеллекта горилла Коко набрала

количество баллов, соответствующее нижней норме размаха вариабельности (IQ) коэффициента интеллекта, характерной для нормального человека (Patterson, 1986).

Анализ результатов обучения шимпанзе и горилл амслену свидетельствует о наличии у них определенного типа лингвистического логического мышления. Они способны освоить семантические референты для слов подобно тому, как это делают дети (Chiarelli, 1986). У антропоидов существует и определенная способность к концептуализации, считавшейся ранее качественно уникальным свойством человека.

ОХОТА ИЛИ СОБИРАТЕЛЬСТВО: ДВА ВЗГЛЯДА НА ПРОИСХОЖДЕНИЕ ТРУДОВОЙ, В ТОМ ЧИСЛЕ ОРУДИЙНОЙ, ДЕЯТЕЛЬНОСТИ У ГОМИНИД

При обсуждении проблем эволюции человека и общества большое значение (принципиально) имеет представление о биологических предпосылках трудовой деятельности. Поиски исследователей и научные споры в этой области неизбежно приводят к двум основным позициям: 1) доказательству ведущей роли охоты как базовой предпосылки для происхождения орудийной деятельности (Teleki, 1973) — гипотеза охоты; 2) доказательству ведущей роли собирательства для стимулирования применения орудий (Tenner, 1987) — гипотеза собирательства.

Как правило, вопрос о роли охоты как фактора эволюции гоминид, связанного с развитием трудовой деятельности, традиционно занимает существенное место в трудах по антропогенезу. В последние десятилетия многие исследователи — этнографы, археологи и антропологи — высказывали мнение, что из разных форм труда охота на крупных животных была определяющим фактором в становлении человека как господствующего биологического вида и его культуры, глубоко повлияла на развитие бипедализма, техники, языка, дележ пищи. И все это возникло не менее 2 млн лет назад.

В то же время есть немало исследователей, придающих большое значение некрофагии в эволюции гоминид. Как свидетельствуют палеоантропологические данные, локомоционные способности ранних гоминид не позволяли им, по всей видимости, передвигаться с высокой скоростью. Следовательно, они не могли сами охотиться на крупных и средних по размеру травоядных. Кроме того, подобная охота была сопряжена с риском для жизни, так как некоторые копытные, ведущие стадный образ жизни, способны к коллективной защите, самцы обладают длинными острыми рогами и копытами и справиться с ними намного сложнее, нежели отогнать хищника от добычи с помощью камней и палок.

Ландшафтная тафономическая модель Р. Блуменшайна (Blumenshine, 1989) позволяет оценить возможности для некрофагии в эволюции гоминид и предсказать масштабы возможного распространения подобной стратегии на основе комплексного анализа данных о возможности нахождения остатков животных, убитых хищниками, в конкретных экосистемах того периода, распространения конкретных видов хищных животных на этой территории и распространения животных, питающихся падалью. Р. Блуменшайн обращает внимание на тот факт, что в эпоху раннего плейстоцена, в период появления ранних Homo, значительно уменьшилось видовое разнообразие гиеновых, а следовательно, снизилась конкуренция за доступ к тушам животных, убитых хищниками. Дж. Кавайо, Р. Блуменшайн (Cavallo, Blumenshine, 1989) считают, что гоминиды могли также значительно расширить репертуар пищевого поведения, научившись использовать мясо животных, которое они находили в тайниках леопарда, расположенных на деревьях. Преимущества такого рода стратегии очевидны вследствие высокой степени предсказуемости местонахождения запрятанных туш, меньшего риска, связанного с утилизацией этого запаса вследствие частых длительных отлучек леопарда, более длительного срока хранения свежего мяса на деревьях и его меньшей доступности для других наземных и воздушных собирателей падали.

Использовали ли гоминиды остатки туш животных, убитых наземными хищниками? И если да, то как же они в этом случае получали доступ к мясу? Ведь, убив животное, хищники часто сразу начинают его поедать. Уже упоминавшиеся ранее авторы полагают, что на первых порах гоминиды могли выслеживать охотящихся животных и, дождавшись, когда те наедятся и уйдут, подбирать остатки туши (Cavallo, Blumenshine, 1989). Возможно, гоминиды могли даже нападать на хищников и отбирать у них добычу, используя для этой цели палки и камни. Такое допущение вполне логично, если вспомнить, что антропоиды в природе, например шимпанзе, способны метать камни и палки в хищников (Boesh, Boesh, 1989), а выпрямленное положение тела гоминид давало им значительные преимущества в увеличении дальности броска (Fifer, 1987). Некрофагия как источник получения мяса практикуется и в современных популяциях охотников-собирателей.

Этнографы отмечают, что некоторые из современных охотников и собирателей часто едят мясо животных, как умерших естественной смертью, так и ставших добычей хищников, например хадза Северной Танзании, хотя район их обитания богат травоядными животными. Здесь водятся слоны, носороги, жирафы, различные виды антилоп, зебры. На всех них, кроме слонов, хадза охотятся, и тем не менее они часто едят мясо животных, умерших естественной смертью или убитых хищниками. Находят хадза мертвых животных, наблюдая за поведением птиц-падальщиков. Хадза решительно отгоняют львов, леопардов, гиеновых собак от их жертв. Правда, у хадза есть луки и стрелы, но, по мнению Дж. Вудберна, даже более примитивного вооружения

людей палеолита было достаточно, чтобы отогнать хищников от их добычи (Woodburn, 1988).

Данные этнографии подтверждают это предположение. Отогнать хищников от мертвых животных люди могли, не применяя луков со стрелами, не говоря уже о более совершенном оружии. Так, гонды Индии часто использовали в пищу мясо мертвых животных. Местоположение последних гонды определяли по поведению птиц-падальщиков и пищевым сигнальным крикам ворон. При этом гонды нередко отбирали добычу даже у такого грозного хищника, как тигр. Люди шумели, размахивали палками, бросали камни, и тигр обычно вскоре уходил (Pfeifer, 1969). Палками и камнями умели пользоваться прегоминиды, но тем не менее нельзя однозначно утверждать, что им было так же относительно нетрудно отогнать хищников от их добычи, как и гондам. На наш взгляд, весьма вероятным кажется предположение, неоднократно высказывавшееся различными авторами: у современных хищников в течение длительного времени происходил отбор на избегание человека. Особи, не опасавшиеся людей, гибли в первую очередь и давали меньшее потомство, чем те, кто избегал их.

Весь вопрос в том, как давно у хищников генетически закрепилось избегание людей, возникли ли подобные формы поведения еще в эпоху существования прегоминид или позднее — как результат столкновений хищников с древнейшими гоминидами, а может быть, и еще позднее.

Анализ данных об утилизации хадза туш убитых животных свидетельствует о том, что в далеком прошлом гиены и гоминиды могли использовать разные части тела (O'Connell, Hawkes, 1988). Следовательно, конкуренция гиен и гоминид за доступ к падали могла быть значительно слабее, чем предполагали многие исследователи.

Кто бы из названных исследователей ни был прав, остается неясным, как совершился переход от ограниченного использования мертвечины обезьянами до его потребления охотниками и собирателями современного физического типа и на каком этапе эволюции человека это случилось. Для понимания эволюции охоты древних антропоидов, может быть, имеет значение обнаруженная А. Сузуки цикличность в охоте шимпанзе: они охотятся почти исключительно в периоды смены сезонов растительной пищи.

Данные наблюдений А. Сузуки опровергают мнение В. Рейнольдса о том, что мясоедение — это специфическая черта шимпанзе Национального парка Гомбе и некоторых других мест, возникающая косвенно в результате влияния человека. В. Рейнольдс считает: на шимпанзе парка Гомбе сильно повлияла конкуренция с павианами из-за искусственной подкормки (бананов). Это и вызвало у шимпанзе высокий процент хищничества, зафиксированный Г. Телеки. Неверным оказалось и утверждение В. Рейнольдса по поводу распространения хищничества лишь

саванных шимпанзе. Несмотря на это, нельзя не согласиться с названным автором: следует быть очень осторожным, привлекая данные о поедании шимпанзе мяса, изготовлении ими орудий, использовании последних и т. п. для реконструкции жизни ранних гоминид (Reynolds, 1975; Suzuki, 1975; Teleki, 1973).

Итак, В. Рейнольдс отвергает точку зрения Г. Телеки, полагая, что шимпанзе без влияния человека не охотились, поэтому данные о хищничестве у шимпанзе ничего не могут дать для познания эволюции охотничьей деятельности и соответствующих форм поведения прегоминид и ранних гоминид. Напротив, по мнению Р. Хардинга, хищничество у обезьян настолько развито, что в этом плане не было никакого перелома при переходе к человеку (человек всеяден, как шимпанзе и павианы) (Harding, 1973). Р. Хардинг ссылается на тот факт, что в 1968—1969 гг. в одном из стад павианов Национального парка Гомбе 29% детенышей моложе двух лет были съедены шимпанзе, т. е. уровень хищничества был высок. Он не уточняет, правда, о каком из двух стад павианов парка идет речь. Одно из них к началу наблюдений насчитывало 75, а другое — 55 животных. Нам кажется неубедительной аргументация и В. Рейнольдса, и Р. Хардинга. Что касается первого, то А. Сузуки и Р. Хардинг наблюдали хищничество в стадах шимпанзе и павианов, не получавших подкормки от исследователей и не конкурировавших между собой из-за нее. В то же время почти несомненно, что конкуренция из-за подкормки повышала уровень хищничества у шимпанзе Национального парка Гомбе. В естественных условиях роль мяса в питании шимпанзе и павианов незначительна, во много раз меньше, чем у таких преимущественно питающихся растительной пищей групп современных охотников и собирателей, как хадза. Р. Ли, изучавший рацион питания у 58 групп охотников-собирателей, установил, что мясо млекопитающих составляет, за одним-единственным исключением, не менее 20%, а у большинства групп — гораздо больший процент их диеты (в весовом выражении) (Lee, 1968). Если же учитывать и рыбу, то этот процент существенно повысится. Напротив, и у шимпанзе, и у павианов мясо составляет менее 1% диеты. Эта разница в 20 раз, а по подсчетам Г. Кинга даже в 30 раз, конечно, имеет уже не просто количественный, а и качественный характер. Что касается наиболее ранних из известных гоминид или прегоминид (определение зависит от того, какой из существующих палеоантропологических классификаций придерживаться), то археологические раскопки в Восточной Африке свидетельствуют, что уже свыше 2,5 млн лет назад по меньшей мере у некоторых гоминид мясо, полученное посредством охоты, составляло значительную долю пищевого рациона (King, 1975, 1980; Teleki, 1973).

В Олдувае палеоантропологический материал найден рядом и в явной ассоциации с орудиями для разделки добычи и намеренно разбитыми костями мелких и крупных животных. Одна из многослойных стоянок возрастом более 1,5 млн лет содержала

орудия вместе с расчлененными останками двух слонов. Еще больше свидетельств мясоедения у древних людей встречено на более поздних стоянках. Потому, на наш взгляд, мнение Р. Хардинга об отсутствии качественной разницы между всеядностью у шимпанзе и павианов, с одной стороны, и человека — с другой, неприемлемо и, напротив, мы согласны с Б. Фаганом, который считает, что, по-видимому, уже у прегоминид роль мяса в общем балансе питания настолько превышала его роль в питании обезьян, что это означало не только количественную, но и качественную перемену в пищевом рационе, приведшую к новому образу жизни (Fagan, 1974).

Интересен и требует дальнейшего изучения вопрос о связи у шимпанзе агрессивного поведения и охоты. Наблюдениями различных исследователей установлено, что нападение шимпанзе на шимпанзе, иногда сопровождающееся каннибализмом, может переходить в поиски и охоту на других животных — колобусов, павианов. Таким образом контактная внутривидовая агрессия может иногда иметь ту же мотивацию, что и охота (Goodall, Bandora et al., 1979). Это противоречит распространенной точке зрения, согласно которой поведенческие и мотивационные механизмы охоты отличны от соответствующих механизмов внутривидовых агрессивных столкновений. Возможно, у прегоминид и древнейших гоминид в каких-то ситуациях могла существовать связь между агрессивными действиями внутривидового характера и охотой на живых существ других видов. Исходя из данных о приматах мы также решаемся высказать следующую мысль: в период возникновения охотничьей деятельности древнейших людей она иногда могла служить разрядкой для агрессивного внутривидового поведения, подменяя объект агрессии.

В последние годы изучаются также хищничество павианов, которое, как оказалось, имеет некоторые отличия от хищничества шимпанзе. Р. Хардинг наблюдал в Кении с декабря 1970 г. по октябрь 1971 г. в течение 1032 часов стадо павианов анубисов, состоявшее из 49 павианов (4 взрослых самцов, 18 взрослых самок, 17 голов молодняка и 10 детенышей). За это время стадо поймало и съело 47 животных, среди которых были зайцы, карликовые газели-томми, детеныши более крупных видов антилоп. За ними охотились как специально, так и случайно, когда они попадались на пути. В среднем за каждые 22 часа наблюдения убивалось одно животное. Бóльшая часть животных была поймана взрослыми самцами. Самки поймали трех зайцев, но только одной удалось его съесть, а два зайца отняли и съели самцы. Хищничеством занимались и в других стадах павианов, живших по соседству с наблюдавшимся (Harding, 1973).

В отличие от шимпанзе Р. Хардинг не видел у павианов ни кооперации во время охоты, ни добровольного раздела добычи. В 18 случаях не участвовавшие в охоте самцы получали доступ к мясу после того, как насытился павиан, добывший его.

После Р. Хардинга то же стадо павианов в течение 16 месяцев наблюдала Ш. Струм. За один год стадо из 33 павианов убило и съело 98 млекопитающих, т. е. в среднем по три животных на одного павиана в год. Но это были мелкие животные. На наш взгляд, в отношении павианов подобный подсчет страдает известной усредненностью, так как уже отмечалось выше, что в отличие от шимпанзе у павианов мясо поедают только взрослые самцы. В наблюдавшемся Ш. Струм стаде было 7 самцов, и, следовательно, на каждого из них пришлось в среднем по 14 убитых и съеденных зайцев или детенышей газелей-томми в год. Автор подчеркивает способность павианов быстро совершенствовать приемы охоты. На ее глазах павианы загнали антилопу, преследуя ее эстафетой поочередно; затем у них появился и стал все чаще применяться загон жертвы одним или несколькими павианами на другого «охотника», т. е. кооперация. К хищничеству склонны далеко не все популяции павианов, и оно является результатом «местной традиции», причины возникновения которой неясны. Может быть, начало ей положила случайность, а может быть, своеобразие местных условий, но как бы то ни было, эта охотничья традиция не остается неизменной, а развивается, и некоторые исследователи рассматривают формы хищничества у павианов как прототип охотничьей деятельности прегоминид, уже пользовавшихся орудиями (Paterson, 1977).

У приматов, в частности шимпанзе, имеются хорошо развитые навыки групповой охоты. Особи этого вида регулярно охотятся и регулярно потребляют мясную пищу. Именно в отряде приматов нам представляется справедливым искать истинные предпосылки различных форм поведения, получивших свое развитие в гоминидной линии.

Известно, что шимпанзе охотятся на 19 видов млекопитающих. Видовой состав животных, используемых в качестве дичи, существенно варьирует от популяции к популяции. Так, например, в национальных парках Махале и Гомбе шимпанзе регулярно охотятся на кустарниковых свиней, бушкока, павианов анубисов и мартышек вида Cercopithecus asranius, только особи из популяции в Махале охотятся на голубого дукера, в Таи — на колобусов вида Colobus abys, C. polykomos и крыс (Boesh, Boesh, 1989; Goodall, 1986; Nishida et al., 1983). Характерно, что особи из каждой популяции имеют свой специализированный «образ дичи» и игнорируют возможности поимки животных, к этому «образу» не принадлежащих (Boesh, Boesh, 1989). Степень скоординированности действий при охоте варьирует в разных группах. Боши предлагают выделить четыре уровня сложности организации особей в процессе охоты: 1) сходство — все охотники концентрируют сходные действия на одной жертве, но без пространственной и временнóй связи друг с другом, при этом хотя бы два охотника действуют одновременно; 2) синхронность — каждый охотник концентрирует сходные действия на одной дичи и пытается одновременно действовать с другими особями;

Таблица 23. Возрастно-половые классы и роли в охоте у шимпанзе из Национального парка Таи (Кот-Д'Ивуар) (по Boesh, Boesh, 1989. P. 559).

Возраст и пол	Зритель	Охотник	Ловец
Взрослые самцы	132	221	27
Подростки самцы	24	60	4
Взрослые самки	87	33	7
Подростки самки	31	17	—
Всего животных	274	331	38

3) координация — все охотники концентрируют сходные действия на одной дичи и пытаются согласовать свои действия во времени и пространстве; 4) сотрудничество — охотники производят различные комплементарные действия, направленные на одну жертву (направление путей передвижения дичи, блокирование путей отступления, окружение дичи).

Степень сотрудничества и кооперации между особями в момент охоты варьирует от популяции к популяции и, возможно, зависит также от экологических условий. Шимпанзе, живущие в Таи (тропический лес), в основном охотились группами (92,5% случаев). В большинстве своем охота происходила с применением кооперации (68%) (Boesh, Boesh, 1989). Популяции же из Гомбе-Стрим и Махале (лесосаванна, саванна) чаще практиковали одиночную охоту (Goodall, 1986; Nishida et al., 1983).

Уместно заметить, что не все популяции шимпанзе, живущие в тропическом лесу, охотятся столь же часто, как животные из Таи. Шимпанзе из Кибале-Леса (Уганда) охотились лишь один раз за двухлетний период наблюдений (Ghiglieri, 1984).

Как показали наблюдения в Таи, участие в охоте и успешная поимка жертвы у шимпанзе тесно сопряжена с полом особей (Boesh, Boesh, 1989) (табл. 23).

Сравнение охотничьего поведения хищных и шимпанзе, сделанное с использованием определения групповой охоты, данного Бошами, показало, что шимпанзе отличаются от стайных хищников значительно более высоким уровнем сотрудничества (соответственно обезьяны — 63% в Таи, 7% в Гомбе; львы — 5% в Серенгети; волки — 3%) (Boesh, Boesh, 1989; Shaller, 1972). Групповая охота у шимпанзе качественно отличается от аналогичного поведения хищных: у последних она представляет собой адаптацию к защитному силовому потенциалу жертвы. Волки, к примеру, всегда охотятся группой на мускусного быка, американского лося, реже — на белохвостого оленя и практически всегда в одиночку — карибу (Mech, 1970. Цит. по: Boesh, Boesh, 1989). Только лось является сильной и опасной добычей, оказывающей активное сопротивление нападающим. Для шимпанзе зависимость между видом жертвы и количеством охотников практически не прослеживается. Они охотятся на животных мелкого размера, значительно уступающих им по силе. Уровень

кооперации и групповой охоты у хищников довольно редко включает высокую координацию действий участников охоты, а сотрудничество известно только у львов, волков и гиеновых собак, в то время как у шимпанзе эти два явления тесно взаимосвязаны. У них сотрудничество в охоте распространено широко (Boesh, Boesh, 1989).

Шимпанзе — единственные среди приматов (исключая человека), кто регулярно осуществляет дележ как растительной, так и животной пищи, особенно среди взрослых особей (Mc. Grew, 1981). Этот дележ имеет амплитуду от разрешения взять кусочек пищи до дарения пищи ее обладателем, дарения, которому не предшествует просьба. После успешной охоты обладателями пищи обычно оказываются взрослые самцы, в роли просителей выступают самцы и самки. Больше, чем другим просителям, мясо дают старым самцам, самцам в эструсе и близким родственникам обладателей мяса (Mc. Grew, 1981; Teleki, 1973). Молодняк обычно получает его от своих матерей. Многолетние наблюдения за популяциями шимпанзе в Гомбе, Махале и Таи однозначно свидетельствуют о том, что дележ добычей — распространенное явление у представителей этого вида (Boesh, Boesh, 1989; Goodall, 1986; Nishida et al., 1983). Причем заметно, что дележ часто носит альтруистический характер и не ограничивается одними только родственными особями. Отмечаются различные варианты дележа мясом. Учитывая разную степень альтруизма и добровольность действий обладателя мяса, Боши разработали целую классификацию этой формы поведения шимпанзе. Всего было выделено шесть категорий: 1) насильственное отбирание (сильные особи отбирают добычу у слабых); 2) использование отходов (другие особи подбирают оброненные кусочки мяса); 3) пассивный дележ (особь В берет часть еды, которую держит А, и тот не делает попыток ни помешать действиям В, ни облегчить доступ В к мясу); 4) активно-пассивный дележ (особь берет часть мяса, которое находится в руках у А, и тот делает поощряющие движения); 5) активный дележ (особь А отрывает кусочки мяса и предлагает их особи В); 6) дарение (особь А отдает особи В большую часть имеющегося у него мяса) (Boesh, Boesh, 1989). Классификация этих авторов, построенная на основе анализа конкретных наблюдений, однозначно свидетельствует о наличии развитых форм дележа у шимпанзе. Данная форма поведения, соответствующая по классификации 4—6, не описана для других видов антропоидов в природных условиях; последнее, возможно,— следствие различий в социальной структуре видов и типов питания (шимпанзе используют мясную пищу чаще других видов крупных антропоидов). Что касается категории 3, то она, по-видимому, достаточно широко распространена не только у антропоидов, но и у низших узконосых обезьян, правда, практикуется чаще между родственными особями. Случай пассивного и пассивно-активного дележа отмечен в Ленинградском зоопарке у белорукого

гиббона: самка-подросток брала прямо из рук отца кусочки арбуза и даже откусывала его в руках отца, при этом самец не пытался угрожать или уйти (Бутовская и др., 1988).

Не только сам процесс охоты, но и дележ добычей носит выраженный половозрастной характер. Как было показано теми же авторами, взрослые самцы инициируют большую часть дележей с высокой степенью выраженности альтруистических тенденций (78,6% активного дележа и 66,6% всех отмеченных дарений). Взрослые особи обоего пола в различной степени делятся с представителями разных половозрастных групп. Самцы чаще делятся в активно-пассивной и активной манере, чем самки. Взрослые самцы в целом чаще делятся с самками, чем с самцами. Особенно отчетливо эта тенденция проявляется в категориях пассивного, активно-пассивного и активного дележа. Самки чаще делятся с подростками и взрослыми самцами. Однако категория дарения в основном практикуется самками в направлении особей из своей половозрастной группы, чем в направлении самцов.

Боши отмечают также определенную зависимость уровня дележа добычей от статуса животного: наиболее щедрыми дарителями были высокоранговые особи (Boesh, Boesh, 1989).

Степень альтруизма, проявляющаяся в дележе добычей, носит, по-видимому, группо-специфический характер. Популяции из Национального парка Таи существенным образом отличались от популяции из Гомбе по частоте и интенсивности дележа. Альтруизм был более выражен в популяции шимпанзе из Таи. Животные из Гомбе чаще поедали добычу на деревьях, избегая при этом попрошайничества со стороны других особей (Goodall, 1986). Шимпанзе из Таи в 65% случаев поедали мясо на земле (Boesh, Boesh, 1989).

Приведенные фактологические материалы свидетельствуют о том, что было бы ошибочным считать охоту специфической формой поведения самцов у шимпанзе. Неверной оказалась и другая гипотеза — о том, что самцы делятся мясом с самками для получения возможности вступить с ними в сексуальные контакты и такой «обмен» способствует образованию длительно существующих связей между данным самцом и самкой (Hill, 1987; Lovejoy, 1981). По сведениям из Национального парка Таи, самцы шимпанзе делились мясом прежде всего с самками, с которыми поддерживали дружелюбные отношения. Интенсивность дележа не зависела от сексуальной рецептивности этих самок (Boesh, Boesh, 1989).

Делятся шимпанзе и растительной пищей, особенно в местах искусственной подкормки. Подавляющая часть подкормки (86% по данным Мак Грю) распределяется в пределах матрифокальной группы, хотя такие родственники составляют лишь 5% потенциальных пар даритель — получатель.

Среди неродственных пар в роли дарителей обычно выступают взрослые самцы, а получателей — взрослые самки, но в общем взрослые шимпанзе редко делятся друг с другом растительной пищей (Wrangham, 1979).

Матери делятся с детенышами чаще всего пищей, которую трудно добыть или подготовить для еды, например плоды с твердой кожурой, которую детеныш не может вскрыть самостоятельно. Когда детеныш подрастает и может самостоятельно справиться с такими плодами, мать перестает или почти перестает делиться ими, несмотря на просьбы детеныша (Trivers, 1971).

Явление дележа пищей, по всей вероятности, претерпело длительный этап эволюции у приматов. Дележ растительной пищей как форма поведения существовал, возможно, у значительного числа видов низших узконосых и широконосых обезьян и был направлен в основном на родственных особей. У видов, питающихся растительной пищей, запасы которой велики, такое поведение могло, скорее, представлять собой способ проявления дружелюбного расположения. У видов, потребляющих в пищу мясо, дележ добычей приобрел более выраженное альтруистическое значение вследствие несомненно более значительной сложности добывания (поимки) животных по сравнению с поисками количеством растительной пищи. Эволюция охоты и дележа, по-видимому, была тесно сопряжена во времени и зависела от экологических и социально-биологических факторов. В условиях, например, густого тропического леса, когда жертва обладает достаточно высокой скоростью передвижения и относительно малыми размерами, загонная охота с последующим окружением может явиться наиболее оптимальным способом поимки дичи. Однако такой способ охоты требует наличия высокого уровня социабельности членов группы, способности к взаимной координации действий и хорошо развитой системы коммуникации. Естественно, что все эти требования могут быть реализованы только при достаточно высоком уровне интеллекта особей данного вида. Шимпанзе оказались как раз таким видом, как можно заключить при анализе данных целого ряда исследователей (Boesh, Boesh, 1989; Busse, 1978; Teleki, 1975).

Материалы по поведению шимпанзе, полученные в национальных парках Таи (тропический лес), Гомбе-Стрим и Махале (саванна, лесосаванна), ставят под сомнение распространенный вывод антропологов относительно решающей роли перехода к жизни на открытых пространствах для возникновения охоты у гоминид. Как свидетельствуют качественные и количественные данные Бошей, шимпанзе из популяции, обитающей в условиях влажного тропического леса, охотились чаще, чем их саванные родственники, охотились группами, действия охотников были лучше скоординированы; у представителей этой лесной популяции дележ добычей практиковало значительное число особей. Кооперация при охоте представляет собой, по-видимому, пример самоусиливающегося, саморазвивающегося поведения. Раз возникнув в популяции, оно обеспечивает самостимулирующее движение в сторону усложнения (Boesh, Boesh, 1989). Новые формы поведения возникают, очевидно, далеко не всегда как адаптации в ответ на конкретные требования физической или социальной

среды. Кооперация при охоте и дележ у шимпанзе не играют значительной роли для выживания отдельных особей или групп в целом. Такое поведение может расцениваться для этого вида как нейтральное с приспособительной точки зрения. Возникновение кооперации при охоте и дележа мясом могло носить случайный характер и получило распространение и развитие вследствие высоких интеллектуальных потенций у представителей этого вида. Вместе с тем реализации и развитию данной формы поведения способствовали социальная структура группы шимпанзе и существующие у них стратегии социального поведения. Социальная структура у этого вида достаточно гибкая и позволяет реализацию индивидуальных вариаций поведения, вместе с тем социальная структура обеспечивает общую координацию действий членов группы при переходах, в моменты защиты от хищников, в конфликтах с другими соседними группами и при регуляции внутригрупповых конфликтов.

Несмотря на несомненную ценность вышеприведенных материалов об охоте приматов, споры сторонников и противников использования данных о стайных хищниках для изучения антропосоциогенеза продолжаются до сих пор. Так, в том же русле, что и в 70-х годах, и 80-х велась критика моделей, основанных на использовании данных об организации и поведении стайных хищников. Подчеркивалось, что филогенетическая близость и гомологическое сходство между приматами и гоминидами намного значимее экологической близости и конвергентных аналогий между стайными хищниками и ранними гоминидами. А отсюда делался вывод о малой репрезентативности или даже некорректности моделей социальной организации и поведения ранних гоминид, основанных на соответствующих данных о стайных хищниках, в отличие от моделей, строящихся на материалах по приматам (Strum, Mitchell, 1987).

В подобных доводах Ш. Струм, В. Митчелла и их единомышленников в данном вопросе, конечно, есть известная логика, но нам думается, что в условиях острого дефицита фактических материалов для реконструкции форм социальной организации ранних гоминид было бы неразумно отказываться от любых сведений, которые можно использовать (пусть с большой осторожностью и оговорками) для этой цели, будь то материалы о хищниках или какие-либо иные. Несмотря на критику, которой неоднократно подвергались взгляды сторонников использования данных об организации и поведении крупных стайных хищников для создания моделей социальной организации древнейших гоминид, эти взгляды продолжают отстаивать некоторые исследователи. Например, Р. Сусман в статье, опубликованной в конце 80-х годов, энергично защищал мысль о перспективности указанных моделей. Свои идеи Р. Сусман обосновывал значительным сходством экологии крупных стайных хищников, с одной стороны, прегоминид и ранних гоминид — с другой (Susman, 1987).

Как нам кажется, не стоит забывать, что охота наших древнепалеолитических предков на крупных животных (слонов, носорогов, гиппопотамов), размеры которых в десятки раз превосходили размеры человека, очень непохожа на спорадическую охоту шимпанзе и павианов на небольших и не опасных животных весом не более 1/5 от веса взрослого самца шимпанзе или павиана (King, 1975. P. 71). По размерам объектов охоты прегоминиды и ранние гоминиды более сходны с хищниками, чем с обезьянами. Но, по нашему мнению, нельзя не учитывать тот несомненный факт, что на протяжении всей истории палеолита человек был не только охотником, но и собирателем, питался не только животной, но и растительной пищей, добывал не только крупных, но и мелких животных. Как справедливо отмечает, например, Б. Кемпбелл, использование в пищу мяса развивалось постепенно, его роль в пищевом рационе особенно увеличивалась в сухой сезон или вообще в периоды нехватки растительной пищи. Но вряд ли когда-либо мясо составляло более 50% диеты самых ранних гоминид. Строение их зубов свидетельствует о преимущественно растительном рационе питания. И позднее для послеолдувайской эпохи и в областях с умеренным климатом, несмотря на большое развитие здесь охоты в ашеле, на наш взгляд, кажется вероятным, хотя пока недоказанным, предположение Б. Кемпбелла, что бóльшую часть года растительная пища занимала основное место в питании архантропов, живших в районах с умеренным климатом, и лишь в конце зимы и ранней весной, когда кончались запасы съедобных растений, охота приобретала главное значение в пищевом рационе (Campbell, 1972). Думается, это обстоятельство недоучитывают те, кто отрицает ценность наблюдений над формами добывания и потребления растительной пищи и выводов о связи пищедобывательных стратегий с внутригрупповыми отношениями обезьян для реконструкции соответствующих форм деятельности и организации прегоминид и ранних гоминид. Мы убеждены: эволюцию охотничьей деятельности прегоминид и ранних гоминид и ее влияние на весь ход дальнейшей социальной эволюции можно изучать, лишь привлекая материалы как по хищникам, так и по обезьянам, особенно по тем популяциям шимпанзе, и павианов, которые в какой-то мере практикуют охоту. Вероятно, переход приматов к хищничеству потребовал развития у них названных выше функциональных черт, до того присущих только хищникам. Как справедливо отмечали Р. Петерс и Д. Меч в своем докладе на IX Конгрессе антропологических и экологических наук, увеличиваются данные в пользу того, что самыми ранними гоминидами были приматы, ставшие активно охотиться и употреблять мясную пищу в связи с распространением в Африке саванны в эпоху плиоцена и отступлением лесов, где жили предки прегоминид (Peters, Mech, 1975).

У прегоминид и ранних гоминид не было ни быстроты стайных хищников, ни их зубов, ни когтей для охоты. Они могли

конкурировать с хищниками плиоценовой саванны, только развиваясь интеллектуально. Древнейшие гоминиды нашли свою экологическую пищу в Африке через развитие кооперации и стратегии, так как роль интеллектуального охотника с соответствующей природной пищей была единственной незанятой. При этом Р. Петерс и Д. Меч высказывают догадку, что надо было сделать лишь небольшой шаг в интеллектуальном развитии для перехода к использованию орудий на охоте. Ранние гоминиды уже обладали способностью предвидеть, как и какой предмет можно применить на охоте, т. е. могли планировать серию последовательных действий, направленных на достижение какой-то цели (Peters, Mech, 1975).

Названные авторы упрощают переход к использованию орудий, но определенный резон в их рассуждениях есть, потому что не только для использования готового орудия, но в еще большей мере для его изготовления необходимо представлять конечный результат серий последовательных операций, приводящих к появлению готового орудия из заготовки, и цель, для которой может быть использовано это орудие. Кстати сказать, на наш взгляд, переход к изготовлению орудий для охоты и разделки добычи требовал и развития настойчивости, способности к длительной концентрации внимания, сосредоточенности на достижении одной цели.

Нам кажется, что переход прегоминид к хищничеству способствовал развитию названных выше качеств, присущих в зачатке у антропоидов, и тем самым облегчал переход к изготовлению орудий труда, которое требовало в числе прочих таких необходимых и для охоты качеств, как настойчивость, длительная концентрация внимания и всех сил на чем-то одном.

Вероятно, уже у прегоминид и наиболее ранних гоминид настойчивость должна была получить большее развитие, чем у хищников, не только потому, что она постоянно тренировалась процессом изготовления орудий, но и в связи с тем, что лишенные быстроты хищников прегоминиды и ранние гоминиды не могли так быстро настигать добычу, как, например, гиеновые собаки. Прегоминидам и ранним гоминидам приходилось или выматывать добычу длительным преследованием, или прибегать к засадам, загону на обрывы, а также другим охотничьим приемам, требующим большего развития настойчивости и стратегии, чем у стайных хищников. Возможно, древнейшие охотники были способны преследовать добычу значительно дольше, чем стайные хищники, может быть, по нескольку часов, хотя трудно сказать по этому вопросу что-либо определенное.

Особую важность для прегоминид и древнейших гоминид в связи с их слабой естественной вооруженностью и отсутствием быстроты, на наш взгляд, должна была иметь кооперация на охоте, возможная лишь при условии постоянной более или менее устойчивой системы взаимоотношений между членами коллектива с какими-то формами совместного потребления добычи,

половых взаимоотношений и т. п. О том, каковы были формы взаимоотношений в группах прегоминид и древнейших гоминид, и в первую очередь, какими были их охотничьи объединения и формы потребления добычи, мы в какой-то мере можем судить, изучая регуляцию взаимоотношений в объединениях хищников — стаях, прайдах и т. п., ибо ряд проблем, стоявших перед группами прегоминид и первых гоминид и объединениями хищников, были схожи. Это проблемы добывания мясной пищи посредством совместной охоты, ее опять-таки совместного потребления, регуляция половых взаимоотношений таким образом, чтобы не возникли конфликты, которые могли бы привести к распаду объединения или гибели его членов. (Нельзя забывать, что вооруженность и хищников и даже первых людей гораздо выше, чем у обезьян. У хищников она естественная, у древнейших гоминид искусственная, но у тех и других любое столкновение из-за пищи или полового партнера легко могло закончиться смертью одного или нескольких членов объединения.)

Хищникам на время охоты было необходимо оставлять где-то детенышей и сторожей при них, а по возвращении с охоты кормить тех и других. Прегоминидам и древнейшим гоминидам, как только они перешли к охотничьему образу жизни, также было необходимо оставлять в каких-то убежищах детей и женщин. Все эти проблемы, общие для коллективов древнейших людей и объединений хищников, не стояли перед обезьянами. Нам кажется закономерным предполагать, что при всем принципиальном различии между коллективами предлюдей, особенно древнейших людей, и объединениями хищников тем и другим требовались более развитые формы кооперации в добывании пищи и ее потреблении, чем объединениям обезьян, и более действенные формы для регулирования внутригрупповых отношений. Исходя именно из этого обстоятельства нам думается, что изучение форм кооперации и, говоря шире, вообще взаимоотношений в объединениях хищников способно пролить некоторый свет на характер взаимоотношений в объединениях прегоминид и группах древнейших гоминид. Приматы же должны рассматриваться в качестве моделей для реконструкции поведения гоминид хотя бы потому, что они относятся к одному отряду. Этологические наблюдения за различными видами приматов и хищных дают богатую и разнообразную информацию относительно изменчивости поведения на межгрупповом и межпопуляционном уровнях в различных экологических условиях и в пределах одной экологической ниши, на одной территории. Данные последних лет свидетельствуют о зависимости моделей социального поведения и демографических характеристик от экологии, с одной стороны, и о существенном влиянии демографических и социальных параметров на генетические характеристики популяции — с другой (Hausfater et al., 1987; Melnick, 1987). Поэтому вполне обоснованным представляется вывод К. Крокетт (Crockett, 1987), утверждающей, что для получения объективной информации о воз-

можности использования поведения того или иного вида приматов или хищных в качестве прототипа поведения предков человека гораздо важнее понять общие закономерности применения основных принципов эволюционной теории к конкретным типам поведения и проанализировать возможные различные результаты такого воздействия на межвидовом уровне.

Что касается эволюции охоты у прегоминид и ранних гоминид, то, по-видимому, этот процесс прошел несколько этапов. Вероятно, в плиоцене уже всеядные предки человека ответили на расширение площади лесистых саванн увеличением охоты. Еще до перехода к охоте ранние прегоминиды, поселившиеся в кустарниковой саванне, приобрели характерные для гоминид зубы в результате употребления твердых плодов, орехов, корней и другой растительной твердой пищи. Затем у части этих прегоминид в результате приспособления к условиям открытой местности стала развиваться охота. А. Сузуки высказывает догадку, что охота — результат не только адаптации к условиям саванны с присущим ей чередованием периодов изобилия и скудности растительной пищи, но и в какой-то мере следствие возбуждения от разнообразия природных условий, гораздо большего, чем в лесу, где жили более отдаленные предки человека. Некоторое подтверждение этой мысли А. Сузуки находит в сравнении монотонной ленивой жизни лесных обитателей — горилл с поведением жителей более открытых пространств «умственно живых» шимпанзе и павианов. Гориллы никогда не охотятся, а шимпанзе и павианы делают это достаточно регулярно (Suzuki, 1975).

У тех групп предков человека, кто перешел к охоте, она не только оказала важное влияние на образование новых форм деятельности и ее разделение по полу и возрасту, но и способствовала наряду с другими факторами сложению физического типа человека, прямому положению тела, бипедализму, освобождению рук, увеличению размеров и сложности мозга, а также использованию и изготовлению орудий. Те прегоминиды, которые не перешли к мясоедению и остались вегетарианцами (парантропы), вымерли.

Вслед за М. И. Урысоном и Г. П. Григорьевым нам кажется, что спорадическая охота могла существовать еще на предчеловеческой стадии, у австралопитеков, 4—5 млн лет назад. На такую возможность указывают «находки вместе с костями австралопитековых черепов павианов, носящих следы ударов какими-то предметами, и костей копытных, разломанных еще в свежем состоянии», а также строение зубов и нижних челюстей австралитековых, судя по которым они питались не только растительной пищей (Григорьев, 1977. С. 81; Урысон, 1970).

Нам думается, что имеющийся фактический материал подтверждает точку зрения П. И. Борисковского, согласно которой начиная с пачки 1 олдувая, т. е. для существ типа «Homo habilis», охота стала ведущей формой хозяйства (Борисковский, 1977).

Охота на крупных животных, а она, видимо, практиковалась олдувайцами, хотя, может быть, сочеталась и с поеданием мертвечины, требовала объединенных усилий целой группы охотников. Такие формы охоты, как загон, были бы невозможны без разделения функций между охотниками, без достаточной четкой координации усилий. С. А. Семенов предполагает, что согласованность действий участников охоты носила у существ типа «Homo habilis» главным образом инстинктивный характер, как это имеет место у стайных хищников (Семенов, 1974). Но, если это даже и так, все равно охота была мощным и, на наш взгляд, важнейшим фактором интеграции первобытного коллектива. Сплочению первобытного человеческого объединения, возникновению и развитию коллективизма способствовал не только сам процесс охоты, но и совместное потребление добычи, видимо, совершавшееся, как указывает археологический материал олдувайской эпохи, не на месте забоя животного, а на жилых стоянках. Из этого, вероятно, следует, что мясо получали и те, кто не участвовал в охоте, оставался на стоянке — женщины, дети, больные, инвалиды. Индивидуальной охоты в олдувае, по-видимому, не было из-за низкой технической вооруженности древнейших охотников.

И гипотеза охоты, и гипотеза некрофагии предполагают, что ранние гоминиды использовали в пищу мясо — высокопитательную, энергетически богатую пищу. Обычно считается, что мясо служило основным источником белка. В действительности, однако, протогоминидные предки пополняли запасы белка, по-видимому, за счет растительной пищи (например, кореньев). При возникновении временных трудностей — в периоды засухи, неурожая — запасы белка легко пополнялись за счет потребления насекомых, ящериц и другой легко ловимой добычи. Маловероятно, что охота или сбор падали, если они имели место у ранних гоминид, могли представлять собой компенсаторную реакцию на удовлетворение потребностей в белковой пище (Speth, 1989). Основным стимулом для перехода к потреблению мяса животных у гоминид могла явиться возросшая потребность в липидах (наиболее энергоемком продукте), так как это обеспечивало особям возможность более активного образа жизни. Если же ранние гоминиды все же использовали в пищу мясо крупных млекопитающих, то оно служило им основным источником липидов, а не белков. Однако исследования, проведенные на современных копытных, живущих в субсахáрных областях Африки, показали, что жиры содержатся в теле копытных в крайне малом количестве. Основным источником жиров для хищников служат мозг и трубчатые костные ткани копытных. Жировой компонент, содержащийся в трубчатых костях, был недоступен для ранних гоминид в силу того, что они не обладали технологией, необходимой для варки костей (Speth, 1989). Переход к охоте на крупных млекопитающих как основному способу добычи калорийной пищи, следовательно, мог произойти не ранее, чем гоминиды научились извлекать липиды из трубчатых костей копытных.

В последнее время накапливается все больше данных, свидетельствующих, что для прогресса антропосоциогенеза наряду с охотой большое значение могло иметь и собирательство, отдельные виды которого требуют применения орудий (мы имеем в виду, например, разбивание орехов с помощью камней, ужение термитов и муравьев с применением веток и стеблей растений). Но прежде хотя бы кратко остановимся на самом собирательстве у шимпанзе.

Шимпанзе используют в пищу почти 300 видов растений, в среднем в день одна особь — 15—20 видов (Wrangham, 1987). При сборе и обработке растительной пищи нет кооперации, но особь, обнаружившая ее источник, иногда с помощью специфических звуковых сигналов зовет других шимпанзе. Так поступают почти исключительно самцы, но не самки. По мнению Р. Ренгхема, целью подобного поведения может быть стремление привлечь самок или увеличить свою социальную группу. Иными словами, такое поведение может и не иметь альтруистический характер (Wrangham, 1987).

Анализ индивидуального поведения и состава фекалий показывает, что насекомые, прежде всего социальные — термиты и муравьи, являются регулярным компонентом питания шимпанзе обоих полов, но в большей степени на насекомых специализируются самки. В Гомбе 56% фекалий самок содержали насекомых, но только 27% — самцов.

В Ипасса (Габон) насекомые на протяжении года составляют 4% пищи шимпанзе, время же, затрачиваемое на поиск насекомых, больше 4% времени, затрачиваемого на поиск пищи.

В Гомбе в сухой сезон термитов почти не едят, так как они недоступны, зато в начале сезона дождей потребляют их ежедневно. В среднем же шимпанзе Гомбе тратят 3% времени бодрствования на кормление одним видом термитов (Mc.Grew, 1974).

Насекомые находятся в определенных местах, и шимпанзе периодически наблюдают за ними, передвигаясь от одного такого места до другого по определенным тропам, вне зависимости от того, идет ли речь о гнездах муравьев на деревьях или термитниках на земле (Mc.Grew, 1981; Teleki, 1974).

Конкуренция за насекомых почти отсутствует в отличие от конкуренции за мясо млекопитающих (Wrangham, 1987). По мнению Н. Теннера и В. Кинзея, ведущую роль в возникновении орудийной деятельности сыграло собирательство. Именно с целью добывания растительной пищи и были использованы первые орудия. «Гипотеза собирательства», развитая Теннером, предполагает, что орудийная деятельность носила следы половой дифференции и первыми творцами орудий были не мужчины, а женщины.

Сведения о систематическом использовании камней в качестве орудий в диких популяциях шимпанзе послужили фактологической основой для обоснования гипотезы собирательства, согласно которой древнейшие гоминиды применили орудия впервые для сбора растительной пищи (Tanner, 1987).

Возникновение двуногости, по нашему мнению, также могло быть связано с потребностями доставки орудий и пищевых объектов к месту их обработки и потребления наряду с необходимостью поддерживать детеныша, висящего на груди. Факт отчетливого полового диморфизма в применении орудий для добывания пищи связывается Теннером с различиями в энергетических потребностях самцов и самок: самки испытывают постоянную необходимость в высококалорийной пище, так как должны обеспечивать не только себя, но и зародыша, а также делиться пищей с детенышами. Самцы же удовлетворяют потребности в белковой пище за счет охоты. Что касается первых грубо обработанных каменных орудий, то, по мнению Бошей, они могли получиться случайно при использовании, например, камней в качестве молотка, затем какая-нибудь особь — «изобретатель» успешно применила его для других целей (Boesh, Boesh, 1981). То, что первые орудия скорее всего создавали женщины, обеспечивало высокую вероятность передачи сложного навыка, требующего научения с раннего возраста, новому поколению. Охота же, например у шимпанзе, не располагает самцов к использованию орудий и, по мнению вышеназванных авторов, вероятно, не может рассматриваться в качестве движущей силы процесса антропогенеза.

Применение орудий позволило не только повысить эффективность собирательства, но и получить высокопитательные, ранее недоступные ресурсы, например орехи с твердой скорлупой. Дележ пищи, по мнению Теннера, также развивался прежде всего в условиях собирательства и вначале был направлен со стороны самок на собственных детенышей. Обучение навыкам использования орудий происходило в период онтогенеза и передавалось от матери к детям. Последнее обстоятельство обеспечивало непрерывность существования традиций в популяции.

Гипотеза собирательства как важнейшего фактора в возникновении орудий пока недостаточно разработана и выражает, вероятно, лишь часть истины.

Не отрицая значения собирательства ни в балансе питания, ни в возникновении орудий, не стоит упускать из виду, что оно является гораздо более индивидуальным видом деятельности, чем охота, и поэтому скорее всего не могло быть таким важным фактором в сплочении первобытного коллектива как охота. Правда, полностью отрицать роль собирательства в указанном процессе было бы тоже неверно хотя бы уже потому, что пища, полученная этим путем, может являться объектом дележа прежде всего по отношению к детенышам и другим близким родственникам; известны случаи дележа орехами между особями противоположного пола (Boesh, Boesh, 1984).

Учитывая все вышесказанное, думается, что нет достаточных оснований отрицать значение традиций хищничества у отдельных

популяций древних обезьян для возникновения охотничьей и связанной с ней орудийной деятельности у прегоминид, а вслед за ними древнейших гоминид. Кроме того, являясь в отличие от собирательства не индивидуальным, а коллективным видом деятельности, охота стала важным фактором социогенеза.

Думается, что переход от сообщества обезьян к человеческим коллективам, возникновение культуры были следствием длительного развития, а не разовой ломки. И базу для этого развития, как нам кажется, во многом заложили протокультурные традиции, которые, судя по данным о современных обезьянах, существовали и у древних обезьян, предков прегоминид.

Подводя итоги, следует сказать, что нам представляется несколько неправомерным противопоставление гипотез охоты, некрофагии и собирательства. Все эти процессы неизбежно происходили в одной и той же популяции и могли стимулировать развитие орудийных способностей, взаимодополняя друг друга. Последнему обстоятельству способствовали всеядность предковых форм и разнообразие их диеты. Как указывает Б. Киарелли, особи должны были четко определять по форме и цвету степень зрелости фруктов, а применение в пищу насекомых и мелких позвоночных животных значительно усложняло идентификацию пищевых объектов, способствовало развитию когнитивных способностей. Идентификации предметов и концептуализация связей объект — фонема могли иметь место уже на самых ранних стадиях гоминидной эволюции (Chiarelli, 1986). Они были в первую очередь связаны с необходимостью кооперации для охоты и сложностью процессов обучения орудийным навыкам для более эффективного собирательства. Добыча пищи путем сочетания охоты, некрофагии и собирательства явилась оптимальным условием для прогрессивного развития орудийной деятельности и стимулировала ее универсальный характер в жизнеобеспечении ранних гоминид. В дальнейшем прогрессивное использование орудий в сфере собирательства и охоты позволило сохранить оптимальный баланс разнообразия пищевого рациона гоминид, что в свою очередь помогло им и сохраниться как универсальные в экологическом, пищевом и социальном отношении формы.

Все перечисленные выше гипотезы подчеркивают большое значение диет, в определенной мере определяющих основные характеристики биологии видов. Часто возникает вопрос: связаны ли изменения в диете предковых для гоминид форм и форм, стоящих на гоминидной линии, с эволюцией необычных признаков, таких, как увеличение мозга, двуногость, скрытый эструс, усовершенствованная коммуникация, сложная технология? Работа П. Шипмена и Э. Велкера (Shipman, Walker, 1989) дает утвердительный ответ на этот вопрос. Проведенный исследователями анализ процессов изменения типов диеты в разных таксонах млекопитающих (превращение растительноядных форм в хищников и наоборот) позволил сформулировать шесть экологических правил. Экстраполяция последних на представителей прото-

гоминидной и гоминидной линии позволяет установить, какие изменения должны были бы произойти, встань они на путь хищничества. Перечислим предсказуемые изменения. 1. Гоминиды стали бы либо более быстро передвигаться, либо развили бы более выраженную социальную организацию. Оба эти изменения могли произойти одновременно, конечно, при условии, что подобные адаптации не существовали до перехода к хищничеству; 2. У гоминид должны были появиться зубные (или технологические) приспособления для обработки животных продуктов; 3. У них должны были развиться более длинный тонкий кишечник и более короткий толстый кишечник; 4. Благодаря потреблению мяса у гоминид должно было появиться много свободного времени; 5. Гоминиды должны были обладать низкой плотностью популяций, для этого: а) либо предковые формы имели низкую плотность популяции, б) либо должно было произойти резкое снижение плотности, в) либо уменьшиться размеры тела, г) должен был увеличиться общий географический ареал; 6. Сроки беременности у гоминид стали недостаточными для обеспечения полного созревания плода (Shipman, Walker, 1989. P. 385). Палеоантропологические исследования указывают на отчетливое усиление социабельности у H. erectus более 1,5 млн лет назад. Косвенное свидетельство этого — останки скелета самки H. erectus KNM-ER, 1808, страдающей избыточным содержанием в организме витамина А. Болезнь должна была проявляться в выпадении волос и ногтей, шелушении кожи, значительном нарушении зрения. Любые передвижения должны были вызывать у особи сильную боль, так как при этом происходило отслоение надкостницы от кости, что вызывало сильные кровотечения. Следовательно, найденная особь при жизни практически не могла передвигаться. У нее выявлено аномальное увеличение костных тканей, достигающее в некоторых местах 1 см. Это свидетельствует о том, что она жила с этой болезнью по крайней мере несколько недель. Длительность существования неподвижной больной особи предполагает наличие помощи и заботы по крайней мере со стороны одной особи, снабжающей больную пищей и водой и защищающей от нападения хищников.

Анализ палеоантропологических и археологических находок позволяет судить об изменениях в строении зубной системы и возникновении технических приспособлений, направленных на усовершенствование способов потребления мясной пищи в процессе гоминидной эволюции. Очевидно, что ни один вид гоминид не эволюционировал в сторону развития кинжаловидных клыков и острых резцов, сходных по форме с зубами хищных. Но уже у гоминид Олдовая имелись галечные орудия, по форме позволяющие снимать мясо с костей, 2,5 млн лет назад. Сложнее найти по ископаемым остаткам свидетельства появления «свободного» времени у гоминид. Но если предположить, что возникновение нового сложного поведения и изобретение орудий указывают на наличие свободного времени, то у ранних гоминид наметился ряд

специфических черт: появление орудий 2,5 млн лет назад, развитие речи — об этом свидетельствует хорошо развитое поле Брока 1,9 млн лет назад (Homo KNM-ER, 1470), каменная индустрия 1,5 млн лет назад (Shipman, Walker, 1989). Проблема плотности решалась у гоминид путем увеличения географического ареала, которое произошло на стадии питекантропа. Соответствует реальности и шестое предсказание П. Шипмена и Э. Велкера. Р. Тогью и К. Лавджой оценили размеры мозга и параметры черепа у плода A. africanus, приняв, что скорость их постнатального роста сходна с таковой у современных антропоидов (Togue, Lovejoy, 1986). Оказалось, размеры мозга плода непосредственно в момент появления на свет, позволяли пройти родовые пути у особи сходной размерами со знаменитой самкой арабского австралопитека Люси. Эти авторы считают безосновательными предположения о постнатальном увеличении размеров мозга со скоростью, характерной в период утробного развития плода у австралопитековых форм. Однако уже 1,6 млн лет назад на стадии длительность беременности стала, по всей видимости, значительно короче общего срока, необходимого для развития мозга, чтобы размеры мозга новорожденного позволяли ему пройти родовые пути. А в постнатальный период скорость роста мозга была значительно выше, чем у современных антропоидов.

Глава седьмая

ПРОБЛЕМА ЗАРОЖДЕНИЯ ЧЕЛОВЕЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА: ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СООБЩЕСТВ РАННИХ ГОМИНИД

Проблема зарождения человеческого общества уже не раз становилась центром внимания отечественных специалистов — антропологов, этнологов, философов. Дискуссии относительно различных аспектов жизни наших далеких предков вспыхивали всякий раз, когда в научный оборот вводились новые сведения из области палеоантропологии, археологии, этнографии, приматологии (Алексеев, 1974; Арутюнов, 1974; Файнберг, 1974). К настоящему моменту существует несколько подходов к реконструкции социальной организации и поведения гоминид.

1. Одни исследователи в качестве моделей поведения предков человека предлагают использовать данные по поведению различных видов приматов. Предлагается рассматривать изменение форм поведения в сравнительном ряду видов или использовать в качестве модели какой-нибудь один современный вид (Crockett, 1987; Parker, 1987). При этом некоторые исследователи считают неправомерным использование данных по поведению человека современного вида.

2. Сторонники противоположного подхода в своих реконструкциях предпочитают базироваться на этнографических материалах по традиционным обществам, данных археологии и палеоантропологии (Семенов, 1989). Доводы этих исследователей исходят из качественной уникальности человека, особенно всех сторон его социальной жизни.

3. Ряд ученых считает необходимым сопоставление поведения приматов и человека для выявления филогенетически консервативных признаков (Wrangham, 1987). Такой подход позволяет с большой долей достоверности говорить о присутствии всех общих признаков в репертуаре поведения гоминид на всех этапах эволюции.

4. Общетеоретический подход по сути объединяет в себе несколько подходов к изучению принципов функционирования социальных структур на базе теории социоэкологии, социобиологии (Wilson, 1975). В этом случае исследователи пытаются рассмотреть процесс антропосоциогенеза с точки зрения общего процесса сопряженной эволюции биологических и социальных систем. В рамках данной теории социальность является как бы эпифеноменом биологической эволюции, формой адаптации

высших животных к условиям жизни. В последнее время развитие получила и прямо противоположная концепция: «вообще нельзя говорить о какой бы то ни было биосоциальной эволюции, которая была бы аналогична органической эволюции. Есть смысл говорить лишь о социальной истории» (Плюснин, 1990. С. 223—224).

ФАКТОРЫ СОЦИАЛЬНОЙ ИНТЕГРАЦИИ У ПРИМАТОВ И ГОМИНИД

Остановимся на одной из самых важных и сложных проблем, постоянно обсуждаемой всеми специалистами, исследующими социальные системы. Речь идет о причинах объединения особей в группы и факторах, обеспечивающих ее слаженное функционирование. Большинство представителей социоэкологической и социобиологической школ склонны рассматривать групповой образ жизни как адаптацию, обеспечивающую бóльшую безопасность для отдельных особей со стороны хищников, или как средство, повышающее эффективность использования пищевых ресурсов. Преимуществом социального образа жизни является интенсификация возможностей для передачи полезных навыков и распространения индивидуального опыта в группе в виде традиций. Впоследствии, правда, этот же автор указывает, что традиции не могли являться основной и ведущей причиной социальности. Они могли лишь способствовать усилению внутригрупповой стабильности при уже сформировавшейся группе (Van Hooff, 1988).

В последнее время исследователи социальности в большинстве своем приходят к выводу о том, что ее прежде всего нужно рассматривать как результат компромисса — действия нескольких селективных сил. Значительное распространение получили две гипотезы. Первая во главу угла социальности ставит суммарное действие двух противоположно направленных сил — «хищничество — внутригрупповое соревнование за пищевые ресурсы» (Alexander, 1979), вторая — «пищевое соревнование между группами» (Wrangham, 1987). Обе гипотезы базируются на признании тесной зависимости социальных отношений от экологических условий и рассматривают типы социальной организации как одну из поведенческих адаптаций вида. Предполагается также, что в сходных экологических условиях, прежде всего при однотипно распределенных в пространстве ресурсах питания, будут возникать сходные по размерам, составу и типу иерархических отношений сообщества. Во всех этих случаях объединение особей в группы рассматривается с позиций баланса «выгоды», которую особь получает, и «платы» — определенных потерь, на которые особь вынуждена пойти, чтобы быть членом группы. Так, в качестве «платы» можно рассматривать постоянное воздействие отношений доминирования — подчинения, проявляющихся в различных ситуациях во взаимодействиях между членами группы

в экстремальных ситуациях ограничивают возможности низкоранговых членов группы.

Первая гипотеза допускает, что хищничество существенно влияет на приспособленность особей у медленно воспроизводящихся видов с относительно высокой средней продолжительностью жизни. Объединяясь в группы, особи получают преимущество, однако члены группы постоянно вступают в конкурентные отношения за доступ к пище и чем больше размеры группы, тем острее это соревнование (Van Hooff, 1988). Гипотеза «межгруппового соревнования за пищевые ресурсы» предполагает, что в условиях, когда пищевые ресурсы располагаются в пространстве островками и могут быть монополизированы, отбор будет способствовать объединению особей в группы. Бóльшие по размеру группы будут иметь преимущество доступа к наиболее привлекательным ресурсам. Кооперация особей в этом случае станет особо эффективной, если группы будут состоять из родственных особей (Schaik, Noordwijk, 1986). Формирование стабильных родственных группировок в пределах группы, характерных для многих видов приматов, таким образом являются результатом действия родственного отбора в условиях интенсивного межгруппового соревнования за пищевые ресурсы. Следует подчеркнуть, что указанные выше гипотезы не альтернативны, они не исключают друг друга (Van Hooff, 1988).

Таким образом, конкуренции между представителями одного вида традиционно отводится ведущее место при решении вопросов относительно эволюции социальных систем у животных. А все отношения между членами группы часто пытаются свести к отношениям доминирования — подчинения (рис. 14). Подобный подход превалирует и при попытках реконструкции социальной организации у гоминид.

В основе всех рассмотренных гипотез лежит представление о том, что группа не являет собой нечто целое, функционирующее по своим собственным законам. И то обстоятельство, что интересы особи всегда будут на первом плане, подразумевается как само собой разумеющийся факт. Между тем ни диета, ни среда обитания не являются ведущими факторами, позволяющими предсказать тип социальной организации у обезьян. Социоэкологические исследования могут только предсказать допустимую численность особей на определенной территории, размеры групп и их изменчивость в зависимости от пищевых ресурсов.

В трудах же современных социоэкологов и социоэтологов дарвинская идея о борьбе за существование (борьба сообща, совместная борьба особей одного вида) представлена лишь как бесконечная конкуренция между особями, направленная на извлечение максимальной выгоды для себя. Истинная значимость альянсов и дружеских связей, очевидно, еще не получила достойной оценки в работах большинства этологов. Как правило, помощь и поддержка между животными (в частности, в сообществах приматов) рассматривается лишь как одна из стратегий,

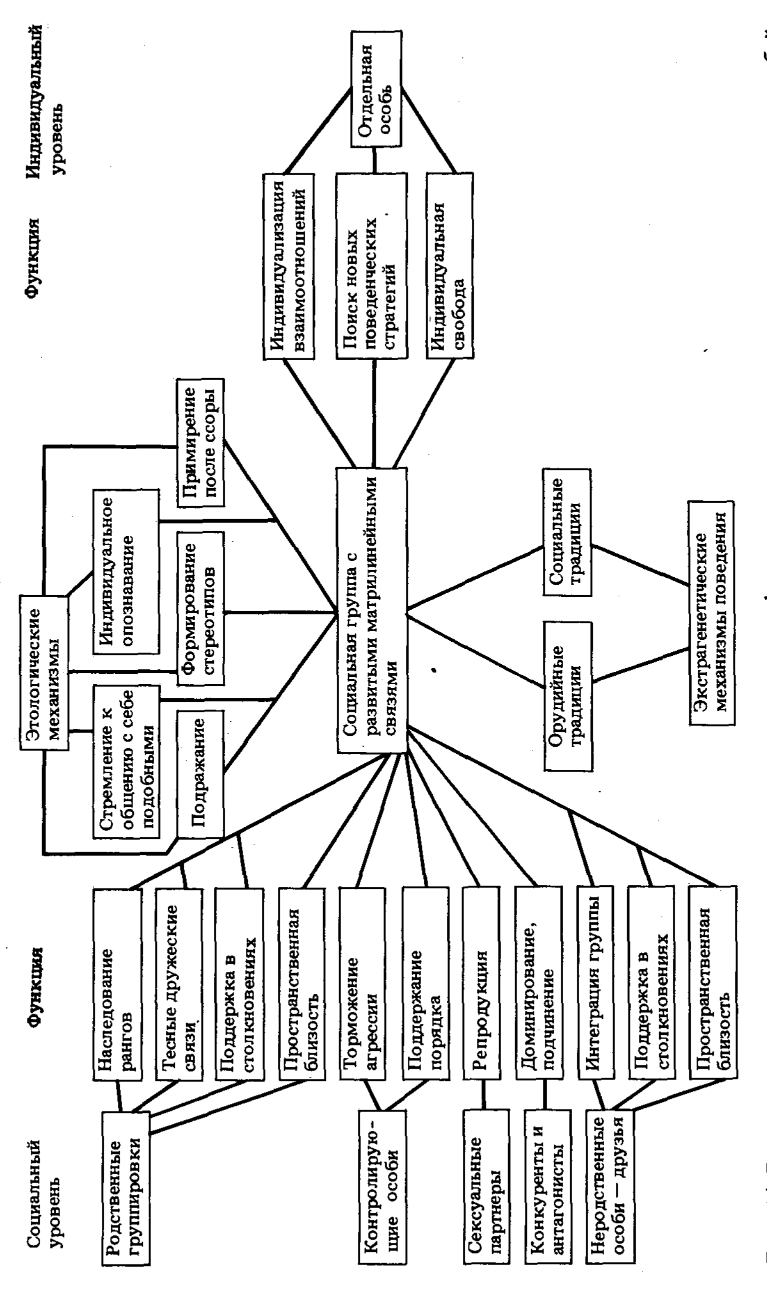


Рис. 14. Роль этологических и эстрагенетических механизмов, функции социальных группировок и отдельных особей в поддержании стабильной структуры групп у обезьян и гоминид

направленная на получение преимуществ в конкурентной борьбе с другими индивидами. Типичным примером такого рода оценки альянсов является трактовка родственных — матрилинейных связей у обезьян: родственники получают «выгоды» в конкуренции за ресурсы, поддерживая друг друга. Проявлением альянсов между родственниками можно считать и систему наследования рангов в группе. Следует также подчеркнуть, что все выгоды альянсов анализируются большинством исследователей не на групповом, а на индивидуальном уровне.

Между тем, как показывает целая серия исследований, прежде всего проведенных на приматах, в группах дружественные связи не ограничиваются только кругом родственников. Скорее, можно сказать, что родство — лишь один из факторов, благоприятствующих формированию дружеских связей (см. рис. 14). Как правило, особи, формирующие устойчивые альянсы друг с другом, оказываются сходными между собой по одному из следующих параметров: родству, полу, возрасту, рангу (Waal, Luttrell, 1986).

Чаще всего, по всей видимости, дружеские связи формируются в детском и подростковом возрастах и сохраняются на всю жизнь. Таким образом, объективное объяснение истинных причин формирования альянсов требует знания индивидуальных биографий особей с самого раннего возраста.

Общее количество близких и дальних друзей во многом зависит от развития у представителей данного вида механизмов индивидуального опознавания, связанных с развитием памяти (см. рис. 14). Более широкий круг друзей и знакомых в сообществах у приматов по сравнению с представителями других таксонов и объясняется, по всей вероятности, продвинутостью механизмов индивидуального опознавания (Walters, Seyfarth, 1987).

Многие исследователи между тем считают, что интересы отдельных особей не всегда будут отстаиваться в первую очередь, а любая социальная структура — явление гораздо более сложное, нежели простая сумма взаимодействий ее членов. Например, П. Тейяр де Шарден (1987. С. 206) рассматривает социальную структуру с позиций «дифференцированного единства», в котором члены общества выступают как его части и эти «части усовершенствуются и завершают себя во всяком организованном целом».

Стремление к общению с себе подобными — отражение действующей в живой и неживой природе силы притяжения между объектами. Проявлением сил притяжения, по мнению П. Тейяра де Шардена, служит любовь, причем любовь в широком смысле этого понятия. Естественные формы любви не исчерпываются любовью одной особи противоположного пола к другой, любовью к детям и друзьям. Любовь к ближнему — основа всякой социальной организации, основное условие и основная движущая сила эволюции личности.

«Если бы в крайне рудиментарном состоянии у молекулы не существовало внутреннего влечения к единению, то физически

любовь не могла бы обнаружиться выше, у нас, в гоминизированном состоянии»,— пишет П. Тейяр де Шарден в своей книге «Феномен человека» (1987. С. 208). Человек обладает неодолимым инстинктом, влекущим его к единству, и в этом состоит сущность интегративных процессов в человеческом обществе.

В литературе накопилось уже достаточно большое количество материалов, которые позволяют именно с этих позиций подойти к оценке факторов, лежащих в основе объединения особей в группы, и понять, что социальное поведение уже не может больше рассматриваться всего лишь как адаптация к среде обитания. Оно «представляет собой феномен независимый, сформировавшийся в силу иных причин, нежели приспособление особей к конкретной среде в конкретных ситуациях и времени» (Плюснин, 1990б. С. 149).

Идея о важнейшей конструктивной роли альтруизма и симпатии между особями как фактора, лежащего в основе развития социальности, не нова. Она принадлежала А. Эспинасу (1882) и была высказана еще в конце XIX в. (подробный разбор взглядов этого исследователя см. в книге Ю. Плюснина, 1990б). Другой, отечественный ученый — П. Кропоткин (1907) рассматривал взаимопомощь и сотрудничество между особями одного вида в качестве ведущего компонента борьбы за существование. Чрезвычайно важно понять, что дружелюбные отношения между особями играют исключительную роль в обеспечении групповой интеграции (см. рис. 14). Стремление же особей к общению друг с другом и к формированию устойчивых, часто пожизненных привязанностей следует рассматривать как важный, самостоятельный фактор интеграции социальных систем (Бутовская, Ладыгина, 1989, 1991; Гольцман, 1984; Плюснин, 1990а, б).

«Дружеские персональные отношения сопровождают индивида в течение всей жизни, регламентируя и организуя его поведение и через это поведение организуя всю структуру социального поведения» (Плюснин, 1990б. С. 201). Как показывают многочисленные наблюдения за представителями различных таксонов млекопитающих, основная доля персональных связей оформляется и упрочается с возрастом. Формируется она на основе родственных отношений и взаимоотношений со сверстниками, причем чаще всего своего же пола. В качестве первого фактора, определяющего дружелюбные отношения у животных, выступают родственные связи. Вторым по значимости фактором является предпочтение особей своего пола независимо от отношений родства. Вместе с тем дружелюбные привязанности могут существовать как между особями одного, так и противоположного пола. Исходным моментом для формирования устойчивых дружелюбных связей часто служат сексуальные отношения. Самки могут проводить с самцом длительное время, самец в свою очередь избирательно защищать их и их детенышей, терпимо относиться на кормовых площадках, но при этом сексуальными партнерами для обоих будут часто выступать другие животные.

Подобные примеры описаны в группах у бурых макаков, горилл и многих других приматов (Бутовская, Ладыгина, 1991; Фосси, 1990). Могут, правда, существовать и случаи иного рода, когда дружелюбные привязанности между самцом и самками возникают на основе частых контактов в подростковом возрасте (обоих или одного из партнеров) и не связаны с исходной сексуальной мотивацией. Подобные привязанности могут служить отправной точкой для развития сексуальных отношений между данными партнерами. Такие случаи также не редкость в сообществах у приматов (павианов гамадрилов, макаков бурых, лапундеров).

По всей видимости, есть все основания предполагать, что значение индивидуальных привязанностей и дружелюбных альянсов возрастало в ходе гоминидной эволюции. Этому способствовало удлинение сроков созревания и связанный с данным процессом рост общих размеров мозга (Smith, 1988—1989). Увеличение периода созревания и подросткового периода создало дополнительные условия для упрочения связей между родственниками и развития привязанностей между близкими по возрасту индивидами. Поскольку, этологические исследования однозначно свидетельствуют о существенной роли социальных контактов особей в подростковом периоде для формирования устойчивых социальных отношений у взрослых особей, то мы считаем возможным предположить, что удлинение подросткового периода в эволюции гоминид вело к повышению роли товарищеских отношений между взрослыми членами группы, способствовало развитию альтруизма и взаимопомощи не только между родственниками, но и между неродственными особями-друзьями. Увеличение же размеров мозга и прямо связанное с ним развитие памяти позволили расширить круг друзей и знакомых и оказали благотворное влияние на повышение общей сплоченности и устойчивости группы во времени. Интенсивность интегративных процессов и их выраженность носят видоспецифический характер и во многом зависят от социальных традиций, практикуемых конкретными сообществами. Возможно ли найти поведенческие критерии, позволяющие оценить это стремление к интеграции между особями?

В качестве одной из допустимых оценок могут служить, по нашему мнению, характер распределения особей в пространстве, интенсивность дружелюбных социальных контактов и их распределение между членами группы (см. рис. 14). Так, например, сравнение нескольких близкородственных видов макаков — бурых, резусов и яванских — по показателям пространственной близости между особями в группе выявило более выраженную тенденцию к интеграции между членами группы у макаков бурых по сравнению с двумя другими видами. Бурые макаки характеризовались и более высокими качественными и количественными показателями дружелюбного поведения. По нашему мнению, они обладали и более выраженными тенденциями к интеграции с себе подобными.

Стремление к объединению с себе подобными в значительной степени может рассматриваться как важнейший фактор, определяющий социальную структуру особей данного вида. Но этот фактор не единственный. Существенное влияние на формирование конкретной структуры оказывают и конкурентные взаимоотношения между особями, представляющие собой силы отталкивания. Тип социальной организации во многом может зависеть от баланса действия этих двух противоположно направленных сил. Чем сильнее проявляется стремление особей к конкуренции за доступ к получению ограниченных резусов, тем иерархия может быть жестче и тем дифференцированнее распределяются дружелюбные взаимодействия в пределах группы. В то же время формирование компактной социальной структуры возможно лишь при условии постоянных интегрирующих дружелюбных контактов между отдельными членами или группировками в пределах общей структуры. В противном случае развитие жестких конкурентных отношений между особями приводило бы к распаду группы на более мелкие социальные единицы. Традиционные представления относительно эволюции социальных систем нуждаются в пересмотре и корректировке (Бутовская, 1987; Плюснин, 1990б). Сейчас уже нельзя согласиться с мнениями о том, что социальная эволюция представляется в виде изменения социальных структур от простых парносемейных вре́менных объединений в сторону сложных мультисамцовых сообществ (Eisenberg et al., 1972). Тип социальной организации не зависит от филогенетического уровня развития вида. В пределах сходного уровня даже у близкородственных видов могут встречаться практически все основные варианты социальной организации (Butovskaya, Deriagina, 1989). Различные популяции одного вида, порой формируют различающиеся по типу социальные структуры. Социальная организация может варьировать во времени даже в пределах одной популяции. А современное человечество являет собою уникальный пример социального полиморфизма: самые различные типы социальной организации присутствуют независимо друг от друга в разных популяциях.

Очевидно также, что сообщества, обладающие одним и тем же типом социальной организации (скажем, мультисамцовые группы), могут отличаться по степени жесткости иерархических отношений. Индивидуальная свобода членов группы зависит не только от видовой принадлежности, конкретной экологической ситуации, но и от социальных традиций, терпимости лидера, его «авторитета» среди соплеменников (Бутовская, 1989).

Означает ли все вышеизложенное, что прогрессивной социальной эволюции как таковой вовсе не существует?

Для ответа на этот вопрос следует найти конкретные критерии, по которым проводится сопоставление. Если в качестве критерия выбрать тип социальной организации и общие базовые принципы, лежащие в основе формирования сообществ, то ответ может быть положительным. Да, «социальная жизнь не эволюционирует, подобно живым существам, а имеет лишь свою историю, единственную и уникальную для каждого вида», а возможно, и для каждой группы (Плюснин, 1990б. С. 226). Признавая в целом правомерность подобных заключений об отсутствии связей между филогенией и социальной организацией, заметим, однако, что было бы не совсем справедливо полностью отрицать различия в функционировании социальных систем у представителей разных таксономических групп и пренебрегать при сравнениях социального поведения видов такими параметрами, как вариабельность набора элементов поведения, задействованных в социальном общении, применение ведущего канала связей, появление ряда морфофизиологических преобразований, способствующих распространению определенного типа сексуальных отношений и укреплению социальной структуры больших по численности групп, эволюция механизмов регуляции численности без применения деструктивных агрессивных действий, увеличение возможностей памяти, способствующее развитию индивидуальных привязанностей и позволившее значительно расширить круг друзей и знакомых.

Происходит повышение вариабельности общения особей в пределах сходных по типу социальных структур, если сравнивать виды приматов, стоящие на разном уровне филогенетического развития. Развиваются дополнительные механизмы, обеспечивающие надежность быстрого восстановления групповой интеграции, устойчивость группы к изменениям окружающей среды.

Мы предлагаем модель-реконструкцию социальной структуры и социальных взаимоотношений в сообществах ранних гоминид с учетом сразу нескольких упомянутых выше подходов. Анализ социальных структур и социального поведения в сравнительном ряду приматов позволяет выявить несколько универсальных типов социальной организации, присутствующих на всех основных уровнях филогенетического развития, а также наличие универсальных принципов взаимоотношений между особями в пределах сообщества (отношения воспроизводства, отношения, направленные на поддержание целостности группы,— дружелюбные альянсы, отношения иерархического порядка, направленные на упорядочение связей между особями, отношения между особями, связанные с распределением ресурсов и среды обитания).

Исходя из идеи о существовании «магистральной линии эволюции», развиваемой в работах отечественных исследователей В. В. Орлова (1974) и А. А. Зубова (1976), мы руководствуемся принципом оптимальности сочетания поведенческих признаков у видов (предковых форм), являющихся предшественниками ранних гоминид. Все современные виды приматов в той или иной мере специализированы и являются боковыми линиями. Однако на каждом филогенетическом уровне существуют формы более универсальные, пластичные, освоившие различные экологические ниши, но при этом не способные конкурировать с видами, узко-

специализированными к жизни в конкретных экологических условиях. Важной общей чертой универсальных видов является сходство их социальной структуры (как правило, мультисамцовые группы) (Бутовская, 1987). Мультисамцовый тип социальной организации является важным условием максимальной реализации интеллектуальных и психических способностей отдельных особей. Поэтому они не случайно характеризуются наиболее сложными и разнообразными социальными взаимоотношениями, развитой исследовательской и манипуляционной активностью по сравнению с видами, аналогичными по уровню филогенетического развития, но обладающими иным типом социальной организации. Мультисамцовый тип социальной организации неверно было бы рассматривать как эволюционно более продвинутую структуру, скорее это консервативный признак, который, однако являясь оптимальным, присутствовал у всех предковых форм, предшествовавших появлению гоминид. Универсальными были и основные виды взаимоотношений между особями в пределах этой мультисамцовой структуры — «архетипы», как их можно назвать, следуя терминологии Ю. М. Плюснина (1990б. С. 209).

Возникает вопрос — почему мы считаем, что мультисамцовая структура группы является оптимальной для эволюции гоминид. Разные типы социальной организации создают далеко не одинаковые условия для реализации индивидуальных потенций особей и сочетания в себе возможности групповой интеграции и лабильности (Бутовская, 1987). Мультисамцовые группы соответствовали всем необходимым требованиям в полной мере и представляли благоприятную базу для развития скоординированной охоты, возникновения, сохранения и передачи полезных навыков горизонтально и вертикально. Они позволяли максимально повысить вероятность выживаемости детенышей (забота о них не ограничивалась действиями только матери, но в определенной мере разделялась близкими родственниками и друзьями последней, самцами из данной группы). В группе постоянно находились особи противоположного пола, т. е. потенциальные половые партнеры. Это позволяло в значительной мере сэкономить энергию на поиски партнера и установление с ним социальных отношений. Важным положительным моментом мультисамцовой организации являлась возможность поддержки устойчивых социальных связей на основе факторов родства, дружелюбных привязанностей и системы распределения социальных ролей в группе.

Размеры групп у ранних гоминид, так же как у обезьян и у охотников-собирателей, зависели от типа питания, разрешающей способности экосистемы, с одной стороны, и пресса хищников, конкуренции с другими группами, возможностей внутригрупповой координации и поддерживания целостности группы — с другой. Они, по всей вероятности, должны были колебаться в пределах от 35 до 75 особей, аналогично численности групп у современных охотников-собирателей и разных видов макаков, карликовых шимпанзе (Шнирельман, 1989).

БИОСОЦИАЛЬНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ИЛИ ДВА НЕЗАВИСИМЫХ ПРОЦЕССА — АНТРОПОГЕНЕЗ И СОЦИОГЕНЕЗ?

Афарские австралопитеки, по всей видимости, вели наземно-древесный образ жизни. В целом для этих форм была характерна мозаичность в сочетании морфологических признаков черепа и скелета. В строении конечностей афарские австралопитеки сочетали уже хорошо сформированные структуры, связанные с переходом к прямохождению (об этом свидетельствуют форма и ориентация пяточной кости, описанные Б. Латимером и Дж. Лавджоем), и сохранившиеся приспособления, связанные с лазанием по деревьям, на которые указывает в своей работе Б. Сеню (Latimer, Lavejoy, 1989; Senut, 1988—1989). Фрагмент черепа из Белодели (Эфиопия) древностью 3,9 млн лет обнаруживает наибольшее сходство с A. afarensis, однако на нем прослеживается ряд черт, сближающих его как с современными африканскими антропоидами, так и с более поздними гоминидами, в частности с H. habilis. Найденный фрагмент мог принадлежать переходной форме, находящейся близко к точке дивергенции двух линий, ведущих соответственно к современным африканским человекообразным обезьянам и гоминидам.

Появление ранних гоминид и переход от одной гоминидной формы к другой связываются некоторыми авторами с крупными климатическими изменениями (Vrba et al., 1988—1989). Судя по датитовке самых древних находок из Табарина (Кения) это произошло около 4,5—5 млн лет назад, и приблизительно тогда имело место глобальное похолодание, особенно изменившее климат Африканского континента. На указанный период приходятся массовая смена видов фауны и появление значительного числа новых видов копытных.

Формирование ранних гоминид происходило в районах с мозаичным типом распределения экосистем: саванны, лесосаванны, тропического леса (Potts, 1988—1989). Новые экологические условия, сезонность в распределении пищевых ресурсов привели к изменениям диеты в популяциях ранних гоминид. В зависимости от сезона менялась доля фруктов, маслянистых плодов и орехов, кореньев и злаков, мелких позвоночных и насекомых. Предполагается, что приблизительно в это же время гоминиды перешли к более интенсивной охоте и сбору падали (Blumenschine, 1986, 1989). Следовательно, доля мясной пищи в их рационе существенно возросла.

Справедливости ради следует сказать, что не все исследователи разделяют мнение о существенной роли охоты (или сбора падали) в жизни ранних гоминид. Так, по мнению Дж. Спеза, белок никогда не являлся ограниченным ресурсом для собирателей — ни в прошлом, ни в настоящем (Speth, 1989). И в большинстве случаев ранние гоминиды пополняли запасы белка за счет растительной пищи. При возникновении вре́менных трудностей с добычей необходимого количества растительной пищи

запасы белка могли легко пополняться за счет мелких позвоночных — ящериц, лягушек, и беспозвоночных. Дж. Спез считал маловероятным, что охота и сбор трупов могли являться реакцией на сокращение запасов белковой пищи. Животная пища могла стать привлекательной для гоминид лишь как источник калорий. Следовательно, основной интерес для них представляли головной и костный мозг (основные источники жирового компонента в теле копытных). По мнению Дж. Спеза, для извлечения мозга из костей была необходима технология варки. Последняя, конечно, отсутствовала у ранних гоминид, так как они еще не знали огня. С этих позиций нет причин ожидать резкого возрастания размаха охоты (или сбора падали) у гоминид плио-плейстоцена, обитающих в субсахарной области (Speth, 1989).

Мы далеки от того, чтобы опровергать идею Дж. Спеза о переходе к потреблению животной пищи как источнику прежде всего липидов и жиров, т. е. калорий, а не белковой пищи. Однако нельзя признать убедительными рассуждения этого исследователя о недоступности костного мозга для ранних гоминид. Помимо технологии извлечения липидов из костной ткани, связанной с варкой, существует и гораздо более примитивный способ, практикуемый, между прочим, даже в популяциях современных антропоидов. Шимпанзе не только способны раскалывать трубчатые кости и разбивать эпифизы, но и извлекать мозговое вещество из губчатой ткани с помощью соломинки или прутика (Wynn, Mc. Grew, 1989), причем делают это весьма успешно и достаточно эффективно. Нет никаких оснований считать, что подобная технология была малодоступна ранним гоминидам.

Разделение австралопитеков на массивные формы и габилисов произошло приблизительно 2,4—2,5 млн лет назад и также совпало с волной похолодания и изменением ландшафтов в направлении возрастания доли открытых пространств (Vrba et al., 1988—1989). Данные полеоантропологии свидетельствуют, что разные виды гоминид могли сосуществовать длительное время даже на одной и той же территории. Однако постепенно популяции более совершенных гоминидных форм стали вытеснять менее развитых собратьев. Так, географическая экспансия поздних H. erectus, происшедшая 1—0,9 млн лет назад, совпадает по времени с исчезновением Parantropus boisei и P. robustus.

Мы не разделяем точки зрения Г. Ричардса о значительной специализации габилисов (Richards, 1989). Напротив, H. habilis являли собою скорее пример универсальной в поведенческом и морфологическом плане формы. Именно их универсальность позволила успешно освоить разнообразные экологические ниши. Обитая в маргинальных областях на границах лесных и степных ландшафтов, габилисы достаточно успешно использовали как лесные участки территории, так и открытую местность, причем они оказались конкурентоспособными в соревновании за различные экологические ниши с видами, специализированными к узкому диапазону экологических условий. Универсальность строения

тела габилисов и сложное разнообразное поведение позволили им использовать различные ландшафты, а комплекс уникальных поведенческих и морфофизиологических свойств дал возможность избежать конкуренции со стороны более специализированных таксонов.

Географическое распространение габилисов в настоящее время окончательно не определено. Большинство специалистов склонно считать, что ареал их ограничивался Восточной Африкой (территорией современной Танзании и Кении). Это не удивительно, если допустить, что габилисы являлись переходной формой, которая, просуществовав короткий промежуток времени, трансформировалась или была вытеснена H. erectus. Кратковременность существования габилисов приводится Г. Ричардсом как аргумент в пользу специализации. С нашей точки зрения, это обстоятельство может свидетельствовать как раз об интенсивных процессах эволюционных преобразований, которым подвергалась данная форма, и ее постепенной трансформации в более совершенную. Как любая переходная форма они были немногочисленны, но обладали значительным накопленным потенциалом поведенческих и морфологических возможностей.

Переходность габилисов ощущается во всем: в технике производства и применения орудий, сочетании использования постоянных мест для разделывания мяса с отсутствием постоянных стоянок. Хотя большинство исследователей указывают на увеличение доли мясной пищи в рационе габилисов, однако до сей поры нет ясности, каким способом они это мясо получали — были ли габилисы сборщиками падали или активными охотниками. И в том и в другом случае стратегии добычи мяса требовали повышения общего уровня социальной интегрированности, кооперации, слаженных совместных действий. Переходность габилисов сказалась в сочетании общего усложнения социальных отношений между членами группы и значительном развитии у них звуковой коммуникации (Richards, 1989), которая вместе с тем еще не представляла собой даже зачатков членораздельной речи.

Предположительно древность H. erectus определяется 2 млн лет — таков возраст бедренной кости из Кообифора, по своему строению напоминающей представителей именно этого таксона, а не более примитивных H. habilis (Kennedy, 1983). Находка скелета двенадцатилетнего мальчика при раскопках стоянки Нариокотоме III (западный берег о-ва Туркана, Кения) свидетельствует о том, что 1,6 млн лет назад уже существовали полностью сформированные питекантропы (Brown et al., 1985). В подтверждение того факта, что питекантропы формировались на рубеже 2 млн лет назад, некоторые авторы приводят находки ашельских орудий, обнаруженных на стоянке Убедийя (Израиль) и датируемых именно этим возрастом (Зубов, 1987). К сожалению, отсутствие антропологических материалов на стоянке не дает возможности однозначно говорить об антропологическом типе творцов

этих орудий. Ранее мы уже говорили об отсутствии однозначной жесткой связи между каменной индустрией и принадлежностью к конкретному таксону. Орудия ашельского типа могли начать изготовлять и отдельные популяции поздних габилисов либо некие переходные формы, сочетающие черты габилисов и питекантропов. Данные по весу тела, мозга и скорости созревания у современных приматов позволяют установить предположительный возраст прорезывания первого моляра (M1) у грациальных австралопитеков и приблизительную продолжительность жизни этих существ (Smith, 1988—1989). Как считает этот исследователь, традиционные австралопитековые по особенностям роста и развития еще во многом напоминали антропоидов. Вместе с тем не следует сбрасывать со счетов то обстоятельство, что изменение скорости развития различных структур могло иметь мозаичный характер. По всей вероятности, важные изменения скорости роста и созревания, характерные для гоминидного направления эволюции, начались уже на уровне австралопитековых форм (Vrba et al., 1988—1989), причем гетерохронные процессы в основном проявились в виде неотенических изменений — замедлением скорости развития отдельных поведенческих и морфологических признаков в онтогенезе. К примеру, возникновение двуногости требовало реализации целого комплекса неотенических изменений (прежде всего смещения затылочного отверстия в более центральное положение). А следствием замедленного роста формы в сочетании с продолжающимся ростом размеров черепа в течение удлинившегося периода созревания явилось увеличение размеров мозга. В эволюции гоминид неотенические изменения происходили мозаически в разных частях организма (Vrba et al., 1988—1989). Так, интенсификация исследовательской и орудийной деятельности у австралопитековых по сравнению с антропоидами, по всей видимости, может рассматриваться как следствие неотенических преобразований, а отсутствие существенных изменений в уровне сложности технологии изготовления и применения орудий — результат мозаичности неотенических влияний.

Что касается массивных австралопитеков, то они, по всей видимости, обладали специфической, отличной от антропоидов и современного человека моделью развития. У массивных форм передние зубы и премоляры прорезывались раньше первого моляра, а резцы формировались почти в два раза быстрее, чем у остальных гоминидов (Bromage, Dean, 1985). Все это позволяет рассматривать массивных австралопитеков как крайне специализированную, уклонившуюся от магистральной линии развития форму. Специализация могла затронуть все стороны жизни парантропов, начиная от особенностей питания и пищедобывающих стратегий и кончая типом социальной организации. Последняя, возможно, напоминала гаремные структуры павианов гамадрилов. Существенное замедление процессов созревания произошло на стадии габилисов (табл. 24).

Таблица 24. Средняя продолжительность жизни у гоминид на основе комплексного анализа данных по современным приматам и оценка размеров мозга и тела ископаемых гоминид (по Smith, 1988—1989. P. 72)

Таксоны	Вес тела ♀♀, кг	Объем мозга, см³	Предсказываемые значения	
			возраст прорезания первого моляра	длительность жизни, годы
Поздние Homo				
Homo sapiens sapiens	40	1250	5,9	66
H.s. neandertalensis	50	1425	6,4	68
Поздние H. erectus	40	1060	5,4	60
Ранние Homo				
Ранние H. erectus	40	810	4,6	52
H. habilis	35	642	4,0	47
Australopithecus				
A. robustus/boisei	40	500	3,4	40
A. africanus	30	442	3,2	39
A. afarensis	30	400	3,0	37

По мнению некоторых исследователей, габилисы отличались от остальных приматов значительным развитием звуковой коммуникации (Richards, 1989). Вторичный язык, требующий способностей к абстрактному мышлению, по всей видимости, уже был хорошо дифференцирован у этих форм. Напомним, что зачатки вторичного языка на невербальном уровне присутствуют уже у антропоидов (Фирсов, Плотников, 1981). Они свидетельствуют о хорошей памяти, способностях к обобщению на довербальном уровне. Антропоиды обладали зачатками ассоциативного мышления, позволяющими им обозначать знаками предметы окружающей среды и элементарные действия. Некоторые факты свидетельствуют даже о существовании зачатков представлений о времени и пространстве (Patterson, 1986).

Следующий отчетливый сдвиг в процессах роста и развития произошел лишь на стадии поздних H. erectus, у которых первые моляры прорезывались в возрасте 5,4 года, а средняя продолжительность жизни, по всей вероятности, достигала 60 лет.

Как показывают многочисленные этологические наблюдения, пик исследовательской активности у приматов приходится на подростковый период (Бутовская, Загородний, 1991). Именно подростки и молодые особи способны изобретать и осваивать нетрадиционные формы поведения, новые социальные и пищедобывающие стратегии.

Принимая во внимание эти данные, можно предположить, что с удлинением сроков созревания у гоминид появилось больше шансов для изобретательства и внедрения положительных

инноваций, повысилась эффективность освоения полезных навыков. В этих условиях роль экстрагенетического фактора как базы для ускорения эволюционного процесса существенно возросла. Габилисы, по мнению большинства исследователей, являлись творцами ранней олдовайской культуры древностью до 2,5 млн лет, тогда как уже около 2 млн лет назад примитивные галечные орудия, очевидно, стали изготовлять и массивные австралопитеки (Susman, 1988). Тот факт, что представители разных таксонов австралопитековых и ранние Homo в равной степени обладали достаточными умственными способностями для изготовления примитивных галечных орудий, не удивителен, ибо уже шимпанзе с гораздо меньшим по размеру мозгом и менее развитой кистью широко применяли в своих пищедобывающих стратегиях камни. Можно также с достаточным основанием предположить, что отсутствие галечных орудий на более ранних стадиях эволюции не означает, что ранние афарские австралопитеки не пользовались в своей повседневной жизни орудиями. Причина скорее в другом: их орудия могли предпочтительно изготовляться из дерева или осколков кости. Деревянные и костяные орудия использовались, по-видимому, и Homo.

Итак, одни и те же технологические инновации могли неоднократно возникать заново даже в истории одной и той же популяции. Вполне допустимо, что независимое открытие каменной индустрии в разных популяциях одного вида могла произойти в разное время. А массивные австралопитеки могли спонтанно освоить технологию изготовления галечных орудий независимо от габилисов, с которыми они одновременно сосуществовали на одной территории.

В настоящее время мы встали перед фактом отсутствия однозначной связи между морфологическим строением ископаемых форм и их технологической (орудийной) культурой. По этой причине все выводы относительно принадлежности тех или иных археологических находок конкретным ископаемым формам не могут считаться доказанными.

Здесь мы подходим к вопросу о связи между социальной организацией и экономикой (в максимально широком смысле этого слова) на разных этапах эволюции гоминид. Ранее мы уже высказывали предположение, что даже соседние популяции ранних гоминид могли иметь различающиеся по типу социальные системы — от жестких иерархических неэгалитарных структур до эгалитарных образований. Такое разнообразие во многом определялось экологическими факторами, социальной историей и конкретными традициями популяций. Но при этом все они в плане экономики относились скорее всего к категории обществ, практикующих систему немедленного возврата, следуя терминологии, предложенной Дж. Вудборном (Woodburn, 1988). Если это действительно было так, то ранние гоминиды ориентировались в своей деятельности на день сегодняшний, ничего не делали впрок, не запасали пищу, а потребляли ее в тот же день, когда

добывали. Простота изготовления орудий позволяла им не сохранять их после употребления и быстро изготовлять новые в соответствии с возникающими потребностями.

Система немедленного возврата известна и в наше время для некоторых современных обществ охотников-собирателей (кунг-бушмены Намибии, мбути Заира, хадза Танзании) (Woodburn, 1988).

Большинство современных обществ, в том числе и охотников-собирателей, обладают системой отсроченного возврата, которая, по определению Дж. Вудборна, характеризуется ориентацией деятельности не только на настоящее, но и на прошлое и будущее, здесь присутствуют уже и права собственности соответственно с представлениями о материальных ценностях данного общества (орудия труда, запасы пищи, права на обладание ресурсами дикой природы, права мужчин на женщин родственниц). Система отсроченного возврата характерна для общества австралийских аборигенов, эскимосов Северной Америки, окиек Кении (Woodburn, 1988). Она, по всей видимости, появилась на более позднем этапе эволюции гоминид из системы немедленного возврата. Однако обе эти системы, как мы уже говорили выше, сохранились до настоящего времени в популяциях современного человека. Возможно, и прав Дж. Вудборн, говоря, что «социальная организация не является эпифеноменом производственной деятельности и правил, регулирующих контроль за ценностями» (Woodburn, 1988. P. 33). Но все же социальные традиции и ценности способны оказывать ощутимое влияние на экономику, стимулируя или тормозя ее развитие. Так, эгалитарные сообщества охотников-собирателей хадза Танзании и кунг Намибии могут служить примером исключительной консервативности. Социальные взаимоотношения между членами этих сообществ практически полностью исключают какую бы то ни было конкуренцию. Практически полное отсутствие представлений о собственности, а следовательно, и уважения к правам собственности приводят к тому, что подобные эгалитарные образования не несут в себе внутреннего стимула к дальнейшему развитию (Woodburn, 1982).

Таким образом, и чрезмерная жесткость социальной структуры, и абсолютная эгалитарность, по всей видимости, должны рассматриваться как две крайности, ограничивающие не только любые социальные, но и любые культурно-экономические преобразования.

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ СОВРЕМЕННЫХ ПРИМАТОВ И РЕКОНСТРУКЦИЯ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ У ГОМИНИД

Как считают некоторые исследователи, для понимания общего характера изменений в поведении ранних гоминид может быть полезным анализ процессов возникновения новых поведенческих адаптаций в популяциях у современных приматов (Potts, 1987).

Новые пищевые адаптации ранних гоминид коррелировали с изменениями в сфере социального внутригруппового поведения. Группы должны были стать компактнее и сплоченнее, так как передвижение в условиях более открытых пространств было сопряжено с угрозой нападения хищников, да и в целом переход к преимущественно наземному образу жизни делал гоминид более доступной добычей для хищников.

В период от 5 до 3—2,5 млн лет назад, очевидно, происходило интенсивное видообразование: в пределах общего гоминидного пласта формировалось несколько видов, объединившихся в линию Homo и линию массивных австралопитековых (Vrba et al., 1988—1989). Не исключено также, что виды ранних гоминид, имея различные экологические адаптации, стали предпочитать и различные экологические ниши. Гоминиды из Хадара (Эфиопия) обитали в условиях лесосаванны, в то время как формы, жившие приблизительно в то же время в Летоли (Танзания), были адаптированы к жизни в сухой саванне. Очевидно, виды, представляющие эти две разделившиеся линии, обладали различной социоэкологией.

В данной главе мы коснемся лишь обсуждения вероятных моделей поведения гоминидных форм, представлявших линию Homo. По нашему мнению, для них было характерно существование на границах экологических зон. Одни и те же группы занимали территории, включавшие участки тропического леса, лесосаванны и степи. Мозаичность территории позволяла гоминидам гибко изменять пищевые стратегии в зависимости от сезона. А потребление в пищу самых разнообразных продуктов снижало остроту конкуренции между особями разных возрастных и половых групп.

Как правило, у видов, специализирующихся на питании фруктами, отмечается развитие деспотической социальной иерархии (Van Hooff, 1988), а у видов приматов, потребляющих преимущественно стебли и листья растений, группы, напротив, весьма аморфны, иерархия практически отсутствует. Социальные структуры гоминид, очевидно, не принадлежали ни к одному из этих вариантов по типу иерархии. Употребление в пищу кореньев, злаков, сбор мелких позвоночных, насекомых и улиток способствовали ослаблению внутригрупповой конкуренции за пищу. Разнообразие рациона снижало также и остроту соревнования за доступ к фруктовым деревьям.

Употребив для анализа ситуации термины «плата» и «выгода», широко распространившиеся в приматологической и антропологической литературе в последние годы, можно сказать следующее: гораздо бóльшую опасность для особей представляли не члены собственной группы, а другие группы. Они могли конкурировать и за доступ к фруктовым деревьям, и за туши животных, покинутые хищниками. Торможение внутригрупповой конкуренции представляло собой «плату» за получение всей группой преимущественного доступа к пищевым ресурсам, причем «плата» доминантных особей в ситуациях межгрупповых конфликтов за пищевые объекты, и больший риск со стороны этой же социальной категории при защите группы от хищников могли компенсироваться «выгодами» на этапе дележа пищи.

Мы далеки от предположения, что в группах у ранних гоминид мясо и другие ограниченные ресурсы распределялись поровну. Доминанты, затрачивавшие больше энергии на защиту интересов своей группы, получали больше пищи и лучшего качества. Особи же с более низким статусом, на первый взгляд, оказывались в проигрыше. Однако если вспомнить, что именно они расходовали меньше энергии для получения пищи, и риск получения травмы в защите группы от хищников у этой категории особей был существенно ниже, то можно предположить — «плата» в виде пищи несколько худшего качества оборачивалась на самом деле реальной «выгодой» для них. Таким образом, данные о климатических условиях и питании ранних гоминид позволяют сделать более точные предсказания относительно взаимоотношений особей в пределах группы. Мультисамцовые группы характеризовались целым рядом асимметрических — иерархических и дружелюбных — интегрирующих отношений. У нас нет оснований отрицать существование развитых генеалогических отношений в группах ранних гоминид. Матрилинейность может рассматриваться как консервативный и вместе с тем универсальный признак приматных сообществ с мультисамцовой структурой. Речь может идти о системе наследования рангов и существовании исходного социального статуса особи по материнской линии для одного пола или для обоих полов. Последнее обстоятельство зависит от правил иммиграции членов, родившихся в группе, в соседние группы. Впоследствии статус мог претерпевать изменения исходя из индивидуальных свойств каждой конкретной особи. Речь идет о самых различных способностях — уровне социальной активности, умении объединять и координировать действия других членов группы, гасить конфликты, защищать родственников и друзей, искусности в поиске пищевых и водных ресурсов, изобретательности, умении выслеживать и загонять дичь и т. д.

Неверно было бы видеть в системе наследования рангов проявление принципов силового доминирования. Речь может идти о неких исторически сложившихся отношениях. Ранг особей зависел от длительности пребывания их матрилинии в данной группе, альянсов между членами нескольких матрилиний. Степень родства между особями женского пола в пределах существующих в группе генеалогий могла играть существенную роль в поддержании группового единства. Когда размеры группы достигали критических, от нее либо отпочковывались дочерние небольшие группы и покидали родительскую территорию, либо группа делилась приблизительно на две равные части, одна из которых уходила на поиски нового домового участка. Модель такого деления можно представить, наблюдая за видами обезьян

рода Macaca. Так, например, по данным Б. Чепко-Сейд (Chepko-Sade, 1979), деление группы макаков резусов происходило, когда степень родства между членами матрилиний существенно уменьшалась, размеры матрилиний увеличивались, а длительность их существования достигала 5 поколений.

Таким образом, когда в группе присутствуют дальние родственники, избирательность дружелюбных контактов с родственниками в целом снижается. А близкие родственники становятся по сути дела единственными родственниками, на которых распространяются избирательность дружелюбного поведения и поддержка. Как это ни парадоксально, круг их общения расширяется на основе дружелюбных альянсов с особями, которые с равной долей вероятности могут быть дальними родственниками и неродственными особями. Если аналогичные закономерности соблюдались и в группах у ранних гоминид, то можно представить, что группы, образовавшиеся в результате деления исходной, содержали в своем составе представителей нескольких матрилиний, а возможно, и отдельных неродственных особей из категории близких друзей.

Однако не исключено, что в отличие от обезьян особи из дочерних групп у ранних гоминид продолжали поддерживать контакты друг с другом. Этому в значительной мере могли способствовать развитие памяти и усложнение психики, позволявшие даже по истечении длительных промежутков времени индивидуально опознавать прежних сородичей. Благоприятным условием для сохранения отношений между дочерними группами являлось и то обстоятельство, что деление материнской группы с большей вероятностью происходило без ссор и конфликтов, как следствие сокращения интегрирующих контактов между группировками особей и увеличения расстояний между членами противоположных группировок. Положительным моментом для дружелюбных контактов между представителями дочерних групп являлось сходство социальных традиций и особенностей коммуникации.

Обновление состава группы происходило постоянно за счет ухода молодых самцов в соседние группы той же популяции или присоединения к вре́менным объединениям других молодых самцов. Происходил и постоянный приток неродственных молодых самцов из других групп. Можно предположить, что миграция носила в какой-то мере направленный характер. Вероятность перехода братьев и других близких родственников в одну и ту же группу была выше. В альянсе со знакомыми и родственными самцами легче было не только осваиваться в новой группе, но и формировать охотничьи коллективы.

Открытым остается вопрос о реципрокности миграций самцов между группами. Если даже и существовала тенденция к миграции самцов, к примеру, из группы А в группу Б в силу тенденции к переходу в группу, где уже есть знакомые особи мужского пола, то нет никаких данных, подтверждающих избирательность обратной миграции молодых самцов из группы Б в группу А. Самцы являлись переносчиками биологических и социальных признаков. Их миграции способствовали поддержанию генетической общности популяции, распространению социальных инноваций. Миграция особей в пределах популяции интенсифицировала процессы экстрагенетической эволюции.

В сообществах приматов (например, обыкновенных шимпанзе) существует и другой тип миграции, при котором из группы в группу переходят самки. Однако такая миграция у ранних гоминид представляется нам менее вероятной, поскольку постоянно несет в себе угрозу внутригрупповых конфликтов между самками и характеризуется более слабыми интегративными связями между женской частью группы. В силу объективно существовавших в то время причин — перехода к преимущественно наземному образу жизни, использования открытых пространств, усиления пресса хищников — социальная структура с недостаточно развитыми внутренними интегративными связями была менее приемлема по сравнению с матрилинейными сообществами.

СЕКСУАЛЬНЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ И ОТНОШЕНИЯ ВОСПРОИЗВОДСТВА В СООБЩЕСТВАХ РАННИХ ГОМИНИД

Можно ли в настоящее время сделать достаточно веские предположения относительно системы сексуальных взаимоотношений в группах ранних гоминид? Репродуктивное поведение является консервативным признаком, имеет, по всей вероятности, значительный генетический компонент и высокую степень наследуемости из поколения в поколение. Системы спаривания непосредственно связаны с типом социальной организации вида, экологией и морфологией. Поэтому нам представляется возможным реконструировать тип репродуктивных отношений у ранних гоминид путем сравнения сексуального поведения в сравнительном ряду приматов и определив общую тенденцию формирования данного типа взаимоотношений у современного человека (см. рис. 14).

Как правило, для каждого вида существует одна определенная система спаривания — полигамия, полиандрия или промискуитет. И наши предки, вероятно, не были исключением. Ранее мы уже пришли к заключению о том, что наиболее вероятным типом социальной организации ранних гоминид следует считать мультисамцовые объединения. С экологической точки зрения, а также по степени выраженности полового диморфизма к ранним гоминидам наиболее близкими оказываются представители семейства низших узконосых обезьян — мартышки, макаки, саванные виды павианов, шимпанзе (обыкновенные и карликовые). Как показывают наблюдения, для всех этих таксонов характерны мультисамцовая социальная организация и промискуитетная система спаривания. Последняя присуща видам, обладающим наиболее сложной и в то же время гибкой социальной организацией, она

обеспечивает также значительно бо́льшие возможности эколо ческой адаптации, чем моногамия или другие формы репроду ции. По мнению некоторых исследователей, промискуитетн спаривание явилось благоприятной переадаптацией для развит культурных навыков и традиций (Mansperger, 1990).

В отличие от многих других млекопитающих приматы ха ктеризуются полицикличностью и способны к размножени в течение года. Сексуальность у обезьян, однако, не ограничи ется только репродуктивной функцией. Самки могут вступа в сексуальные контакты с самцами и вне периода рецепти ности. Кроме того, самки саванных видов павианов, мака шимпанзе часто демонстрируют готовность к сексуальным ко тактам со значительно бо́льшим числом самцов, нежели э может быть необходимым для обеспечения оплодотворени Так, по данным Дж. Гудалл (Goodall, 1986), самка шимпан в пике эструса может спариваться до 50 раз в день. Полицикли ность и промискуитетность, по всей вероятности, являются д самок существенными преимуществами в условиях жиз в мультисамцовых группах. Высокая рецептивность и терп мость к половым партнерам позволяют самке снизить веро тность агрессии по направлению к ней самой и ее предшес вующему отпрыску, повысить свой социальный статус и те пимость самцов при поиске и распределении пищи, получить самцов помощь в заботе о детенышах (Mansperger, 1990). Н никаких оснований предполагать, что у ранних гоминид отсу ствовали сходные закономерности.

Попытаемся определить наиболее вероятный характер вз имоотношений между особями одного пола. Жесткая деспотиче кая конкуренция самцов за самок была маловероятна вследстви множества причин, прежде всего потому, что в группе всег имелось несколько рецептивных самок, да и самки вне эстру также вступали в сексуальные контакты с самцами. Далее следу учитывать такой фактор, как избирательность со стороны с мок,— они могли вообще избегать контактов с агрессивным самцами. Важным моментом в формировании сексуальных св зей являлось отношение самца к детенышу конкретной самк Самцы не могли в равной мере уделять внимание всем детен шам группы, скорее, как это наблюдается в сообществах макак магот или макаков бурых, они поддерживали постоянные конта ты с несколькими конкретными детенышами и имели более те ные дружелюбные контакты с их матерями. Выбор самки многом зависел от исходных дружелюбных отношений с сам цами группы. При этом определенным благоприятным моме том являлась длительность пребывания в группе конкретно самца.

Существовала ли в сообществах гоминид положительная за висимость между числом детенышей и рангом их отца? Больши ство сторонников концепции силового доминирования в соо ществах ранних гоминид ответит на этот вопрос утвердительн

ы, однако, считаем это мнение спорным. Дело в том, что гоминид, вероятно, существовало четко выраженное распределение социальных ролей между членами группы. В этих условиях идер не мог уделять много времени конкуренции за самку сексуальным контактам с максимальным числом особей жен кого пола. В его функции входили координация действий груп ы, организация охоты и защиты от внешних врагов, предупреж ение и прекращение внутригрупповых конфликтов. Кстати, ли еры группы не являются чаще всего отцами большинства етенышей и у многих видов макаков, павианов.

Фактором, свидетельствующим против наличия жесткой онкуренции между самцами за самку, можно считать требова ние высоких энергетических затрат на постоянную борьбу в те ение всего года. Постоянная конкуренция значительно услож ила бы социальные отношения между членами группы, ослаби а бы внутригрупповую интеграцию и кооперацию, столь еобходимые для успешной совместной охоты. Выраженный оловой диморфизм у австралопитековых, отмеченный палео нтропологами, также не является достаточным аргументом пользу жесткой межсамцовой конкуренции. Сила и размеры амцов могли служить важными признаками, по которым на том этапе происходил отбор особей мужского пола как защит иков и удачных охотников. Можно предположить, что данные орфофизиологические характеристики в комплексе с социабель остью, изобретательностью и охотничьим мастерством от бирались самками.

В группах ранних гоминид могли существовать несколько типов сексуальных стратегий, относящихся к категории проми куитетных. Аналогично тому, что наблюдается у шимпанзе, то могли быть быстрые беспорядочные спаривания с частой меной партнеров, но могли образовываться и сексуальные ары, существующие определенный промежуток времени (от ескольких дней до нескольких месяцев). Нельзя исключить озможности отдельных случаев спаривания с применением си ы, как это описано в сообществах у шимпанзе. Однако такие ексуальные контакты вызывали активное сопротивление самки , возможно, приводили к активному вмешательству со сторо ы взрослых членов группы обоего пола — друзей конкретной амки. В целом с возрастанием уровня интеллектуального раз ития и усилением индивидуализации социальных отношений ожно предположить увеличение доли стратегий, связанных образованием временных пар. А поскольку в этом случае ущественное значение для выбора партнеров имели их пред шествующие дружелюбные отношения, то речь может идти не об истинном промискуитете как основной системе сексуальных отношений у гоминид, а скорее о селективном промискуитете (Mansperger, 1990).

Селективный промискуитет являлся ведущей формой сексу альных отношений на описываемом этапе эволюции гоминид.

Такая практика способствовала поддержанию максимальног внутригруппового полиморфизма (в комплексе с постоянным миграциями и иммиграциями особей мужского пола). Соблюд ние этих условий создавало благоприятную базу для естестве ного отбора и обеспечивало более высокую скорость эволюцио ных преобразований.

Часто основным возражением против существования пром скуитетных отношений на раннем этапе эволюции гоминид сл жит аргумент о необходимости постоянной более длительно заботы о детеныше (Crook, 1972).

Этот аргумент не представляется убедительным. Селе тивный премискуитет мог обеспечить достаточно благопр ятные условия для выживания детенышей, способствовал по вышению терпимости всех взрослых самцов к детеныша из своей группы, стимулировал дележ пищей с самками их предшествующими отпрысками. Терпимость к детеныша и участие в процессе их воспитания в коллективе должны бы ли являться нормой поведения самцов в промискуитетных со обществах. Все сказанное выше не исключает возможност практики других моделей сексуальных отношений у гомини в разных популяциях и даже в пределах одной и той же груп пы. Однако, по нашему мнению, частота встречаемости гарем ных и пожизненных моногамных объединений была значител но ниже. Возможно также, что подобные типы сексуальны связей практиковались в более экстремальных условиях сущест вования.

Другой благоприятной формой адаптации могло явитьс возникновение своеобразных детских «клубов». Подростки и мо лодые особи у многих видов обезьян образуют собственны группировки и много времени проводят в контактах друг с дру гом на некотором расстоянии от взрослых особей. Кроме того очень часто старшие братья и сестры, не достигшие полово зрелости, носят и нянчат, защищают детенышей, играют с ними У ранних гоминид детеныши тоже могли проводить много времени в общении со сверстниками, а присматривали за ним близкие родственники и друзья матери, не имеющие собственны малышей. Постоянное присутствие отца в этой ситуации не было обязательным.

В пользу существования у ранних гоминид детских группиро вок свидетельствуют данные не только о таких группировка у обезьян, но и о более или менее самостоятельных детски группировках у людей современного физического типа — охот никах-собирателях и ранних земледельцах нового времени, на пример ягуа Амазонии или ятмул Папуа-Новой Гвинеи. Та в общине ягуа, едва ребенок начинал ходить, мать поручала ег заботам других детей общины, составлявших свой особый кол лектив. Старшие дети, а не родители учили младших говорить плавать, охотиться, знакомили с окружающей природой. Со вместные игры детей разного возраста были основной формо

социализации. Родители не вмешивались в этот процесс до достижения детьми 6—8-летнего возраста, когда мальчики начинали сопровождать мужчин на охоту, а девочки помогать матерям по хозяйству (Fejos, 1943).

У ятмул дети в составе общины образовывали во многом автономную экономическую группу, которая имела свои маленькие огороды, ловила рыбу и собирала съедобные плоды. Бóльшая часть полученной таким образом продукции потреблялась на совместных детских трапезах, и лишь меньшая отдавалась родителям (Weiss, 1981). Не исключено, что и у ранних гоминид детские группы были не только игровыми, социализирующими, но в какой-то степени и экономическими коллективами.

Промискуитетная форма сексуальных связей могла сохраняться достаточно длительное время и, возможно, имела место на более поздних стадиях гоминизации до тех пор, пока не вступили в действие культурные механизмы регуляции половых отношений в обществе.

Преимущественная практика моногамии у современного человека — результат недавней культурной эволюции. Анализ биологии репродуктивной системы человека свидетельствует скорее в пользу биологической его предрасположенности к промискуитету: это размеры семенников, потенциальная рецептивность женщин с периода достижения половой зрелости, длительность периодов рецептивности, особенности строения половых органов. По всем указанным параметрам сексуальность человека более сходна с аналогичным явлением у промискуитетных видов приматов, нежели у моногамных. По мнению одного из исследователей (Mansperger, 1990), она противоречит гипотезе о моногамности человека в ранний период его развития.

КОГНИТИВНЫЕ СПОСОБНОСТИ, СОЦИОЭКОЛОГИЯ И ОРУДИЙНЫЕ ТРАДИЦИИ В СООБЩЕСТВАХ РАННИХ ГОМИНИД

Исследования в области поведения приматов позволяют наметить возможную схему возникновения и распространения полезных изобретений в группах у ранних гоминид. Материалы о популяциях японских макаков и шимпанзе свидетельствуют о том, что изобретателями, как правило, оказываются молодые особи и подростки обоего пола (Sheurer, Thierry, 1985; Rawai, 1987). У японских макаков и шимпанзе это были чаще всего самки, хотя доподлинно известно, что возникшая в последние годы традиция лова рыбы в кошимской популяции японских макаков была изобретена одиночно живущими самцами и периферийными подростками (Rawai, 1987). Полезные инновации возникли случайно в процессе игры и лишь в дальнейшем стали регулярно использоваться всей популяцией как постоянные

пищедобывающие стратегии, эффективный способ извлечени воды, более надежная защита от хищников.

Ближайшее окружение изобретателя, как правило, легко пере хватывает новые навыки. Затем традиция распространяетс в группе по определенной схеме. Ее осваивают ближайшие род ственники изобретателя. Самки начинают обучать своих детены шей, а самцы выступают в роли распространителей полезног нововведения во всей популяции. Удлинение периода детств у ранних гоминид в значительной мере увеличило вероятност появления новых форм поведения и способствовало повышени их общей сложности. Самки обучали детенышей трудным навы кам постепенно, порой в течение нескольких лет.

Анализ приматологических данных позволяет выявить еще одну чрезвычайно важную для понимания процесса эво люции человека особенность: уровень развития когнитивны способностей вида может способствовать формированию слож ных социальных традиций и расширению поведенческого ре пертуара вида за счет изобретенных отдельными особями ин новаций. Однако вероятность преобразования нового, даже чре звычайно полезного для популяций изобретения в традици зависит от набора факторов: типа сексуальной организаци жесткости иерархических отношений, индивидуальных качест всех членов группы. Напомним для подкрепления этого тезис конкретные данные по японским макакам. Мытье бататов и зе рен неоднократно изобреталось отдельными особями в различ ных популяциях, но стало традицией лишь в одном конкретном месте. Эти факты позволяют, как нам думается, предположить что орудийная деятельность возникала в виде традиции не во всех популяциях ранних гоминид одновременно. «Открытие каменных орудий и способа их изготовления осуществлялос в эволюции неоднократно и, возможно, даже по нескольку ра в одной и той же популяции. Сходным образом могло проис ходить и освоение огня на более поздних этапах эволюци человека.

Сравнение социоэкологии современных антропоидов не дае возможности выявить однозначной зависимости между услови ями обитания, постоянством социальных группировок, диетой и практикой орудийной деятельности (Wynn, Mc. Grew, 1989). Виды, менее всего склонные к орудийной практике, обитал либо на земле, либо исключительно на деревьях (табл. 25). Для видов же, часто употреблявших орудия, характерно было оп тимальное использование окружающего пространства на земле и деревьях. Прослеживается некоторая зависимость между дие той вида (потребление растительной или мясной пищи) и упот реблением орудий. Растительная диета не может служить крите рием вероятности использования орудий. Что касается мясной пищи, то Т. Вайн, В. Мак Грю обращают внимание на четкую связь: чем разнообразнее животная пища, тем чаще данный вид использует орудия.

Таблица 25. Сравнительное описание орудий из Олдувая и орудий, используемых в популяциях современных шимпанзе (по Wynn, Mc. Grew, 1989. P. 385, 391)

Шимпанзе	Олдувайские гоминиды
1. Орудия для добывания пищи	
зонды для ужения термитов и муравьев, губки из листьев, деревянные молотки, каменные молотки, каменные наковальни, наковальня из корней	каменные молотки, каменные наковальни, оббитые гальки, необработанные и обработанные отщепы, расщепленные кости (?)
2. Пространственные представления	
примитивные понятия о пространственной близости, границах, порядке действий при изготовлении орудий из растений	примитивные понятия о пространстве, границах и последовательности действий при отбивании отщепов из ядра
3. Естественная категоризация орудий	
определенная стандартизация, связанная с выбором природных материалов определенного размера и прочности в соответствии с задачей; орудия обкусываются на определенную длину	определенная стандартизация, связанная с выбором кусков лавы для крупных орудий, кварца и кварцита для мелких орудий; специальная технология, варьирование формы орудий в соответствии с конкретными целями работы
4. Процедура изготовления	
избирательность в выборе природных материалов, модификация их путем обкусывания, разжевывания обдирания в значительной мере путем проб и ошибок	избирательность в выборе природных материалов, модификация их путем скалывания в значительной мере путем проб и ошибок
5. Что обрабатывают	
термитники, гнезда, муравьев, пчелиные ульи, орехи, воду, мозги, мед	части крупных и мелких животных
6. Как обрабатывают	
раскалывают, открывают, вставляют и заманивают, направляют и концентрируют, промокают, извлекают	раскалывают и открывают, отрезают, перерезают, экстрагируют
7. Где обрабатывают	
у термитников, муравьиных гнезд, ульев, на площадках для раскалывания орехов	на месте убийства животного, на местах обработки
8. Что переносят	
природные материалы — молотки, зонды, орехи, части тела животных	природные материалы — молотки, чопперы, части тела животных
9. На какое расстояние	
переносят орехи на 250 м, молотки — на 500, зонды — на 1 км, части тела — на 6 км	в Олдувае гнейсы — на 6—13 км, кварциты — на 2—5 км, куски лавы на 1 км восточнее озера Туркана — из ближайших залеганий твердых пород

В. Мак Грю в своих исследованиях не выявил связи между постоянством социальной структуры и наличием орудийной практики у антропоидов. Означает ли это, однако, что орудийная деятельность вообще не связана никоим образом с социальными условиями, в которых она осуществляется? По нашему мнению, речь должна скорее идти о выборе оптимального критерия оценки. Связь между этими параметрами существует. Прежде всего, как показывает анализ данных по природным популяциям и группам, содержащимся в неволе, огромную роль в реализации орудийной деятельности играют тип социальной организации и социальные взаимоотношения между особями в группе. Орудийная деятельность и орудийные традиции зарегистрированы в основном у видов с мультисамцовой организацией групп (макаков, капуцинов, шимпанзе, бонобо). В качестве критерия социального поведения, сочетающегося с практикой орудийной деятельности, можно предложить лабильность социальной иерархии, гибкость внутригрупповых социальных отношений, обеспечивающую свободу реализации индивидуальных когнитивных способностей.

Сравнительный анализ манипуляционной активности у представителей различных таксонов приматов, проведенный И. Паркером (Parker, 1978), позволил установить существование прямой связи между интересом особей к объектам окружающей среды и манипулированием с четырьмя характеристиками: 1) разнообразием диеты; добыванием пищи путем активного поиска; 2) условиями относительной безопасности от хищников; 3) умеренными метаболическими потребностями; 4) более развитым мозгом по сравнению с родственными видами. Так, большая вариабельность поведения у шимпанзе связана с фактором относительной безопасности от хищников и низким уровнем внутригрупповой агрессии. Относительная индивидуальная свобода особей и умеренные метаболические потребности высвобождают определенную долю свободного времени. Это позволяет особям концентрировать больше внимания на окружающей среде (Chance, 1976). Такое созерцание среды, несомненно, способствует развитию исследовательской активности, поиску новых способов добывания и обработки пищи и постижению свойств окружающих предметов.

Одним из важнейших вопросов эволюции человека был и остается вопрос о происхождении трудовой деятельности. Гоминиды и антропоиды разделились на две филогенетически независимые ветви несколько миллионов лет назад. Но это еще не означает, что и длительность поведения человеческого типа соответствует общей длительности самостоятельного развития гоминидной ветви (Wynn, Mc. Grew, 1989). К сожалению, в этом случае знание морфологии ископаемых гоминид помогает мало. Можно ли вообще определить, в какой момент эволюции гоминид произошел переход от антропоидного типа поведения к человеческому типу деятельности? Вариант решения проблемы

предлагают в своей работе Т. Вайн и В. Мак Грю, сопоставляя технологию изготовления орудий Олдувайской культуры и практику орудийной деятельности в природных популяциях шимпанзе. Сравнение орудий, по мнению этих исследователей, дает возможность оценить когнитивные способности, необходимые для их создания.

Ранние гоминиды из Олдувая использовали орудия из камня, а шимпанзе в большинстве случаев предпочитают изготовлять орудия из дерева. Правда, шимпанзе употребляют камни в качестве орудий, но предварительно не оббивают их.

Однако зададим себе вопрос: имеют ли различия в выборе материала столь уж большое значение и не изготовляли ли гоминиды значительное количество орудий из других материалов — дерева, кости? Известно, что отщепы могут образовываться случайно как побочный продукт деятельности шимпанзе при ударе молотком о наковальню для разбивания орехов. По всей видимости, когнитивные способности антропоидов уже достаточны для того, чтобы найти применение полученным отщепам. Примером может служить эксперимент, проведенный с орангутаном в зоопарке (Wright, 1972). Шимпанзе способны, также дробить длинные кости с помощью камня и использовать их для своих целей (Kitahara-Frisch et al., 1987). Следовательно, различия в выборе материала для изготовления орудий не свидетельствуют о различиях в уровне развития когнитивных способностей у олдувайских гоминид и антропоидов, а объясняются скорее различиями в задачах, которые необходимо было решить с помощью данных орудий. Шимпанзе, по всей вероятности, обладают и сопоставимыми с творцами олдувайских орудий пространственными представлениями. Орудия из Олдувая, как показывает анализ, изготовлялись для одной конкретной цели, и в соответствии с определенной задачей выбирались гальки определенного размера (Isaac, 1984). У творцов орудий еще отсутствовал четкий стандартизованный «образ орудия» или представления о типах орудий. Этим обстоятельством можно объяснить значительное разнообразие форм, размеров и степени обработки камня. Интересно, что вариабельность орудий у шимпанзе вполне сопоставима, они тоже подгоняют их в соответствии с конкретной непосредственной задачей (табл. 25).

Традиционные поиски Рубикона, отделяющего антропоидов от человека, обычно базируются на представлениях об уникальности орудийной деятельности человека. Считается, что только человек может изготовлять орудия с помощью орудия.

Однако, по мнению некоторых исследователей, такой критерий качественного скачка не оправдан (Wynn, Mc. Grew, 1989), во-первых, потому, что антропоидов можно научить изготовлять орудия с острым краем при помощи камня-молотка. Косвенным доказательством являются случаи использования палок-щеток для ужения термитов в популяциях шимпанзе из Камеруна (Sygiama, 1985). По впечатлениям наблюдателя, палка-щетка

имела такой вид, как если бы ее расщепляли ударами молотка. Во-вторых, не следует забывать, что шимпанзе имеют развитые резцы и клыки, более чем достаточные для изготовления необходимых в их пищедобывательной практике орудий.

Следовательно, тот факт, что шимпанзе не изготовляют орудий, подобных примитивным чопперам, объясняется скорее отсутствием потребности в орудиях подобного рода, нежели недостаточным уровнем развития интеллекта. Анализ орудий из Олдувая показывает, что даже самые сложные из них можно изготовить путем проб и ошибок. По мнению Т. Вайна и В. Мак Грю, авторы галек из Олдувая должны были лишь иметь представления о конечном результате (образ чоппера) и освоить технику, необходимую для его изготовления. Из этого не следует, что гоминиды обрабатывали камни бессистемно, однако при процедуре проб и ошибок отсутствует гибкость в технике, необходимая для решения непредвиденных задач. Особь, действующая путем проб и ошибок, не в состоянии контролировать больше одной переменной в конкретный момент времени и проследить связь между несколькими переменными. Техника обработки орудий у шимпанзе также относится к категории действий путем проб и ошибок (см. табл. 25).

Производство орудий, сходных по типу с олдувайскими, вполне осуществимо на уровне умственных способностей современных антропоидов (Wynn, Mc. Grew, 1989). Следовательно, реально допустить, что не только габилисы были способны регулярно изготовлять примитивные орудия. При необходимости массивные и грациальные австралопитековые формы также могли производить примитивные чопперы. Зинантроп, весьма возможно, являлся творцом олдувайских галечных орудий, которые прежде Л. Лики связывал с находками презинтантропа.

И все же различия между олдувайскими гоминидами и шимпанзе существуют. Прежде всего они связаны с экологией питания — разным уровнем потребления мяса в рационе этих форм. Ранние гоминиды не только потребляли мясо в значительно большем объеме, в их рационе существенное место занимали мясо и костный мозг крупных копытных (весом более 100 кг). Шимпанзе же, как известно, в основном используют в пищу мелких животных. Максимальная по размерам известная для шимпанзе добыча — взрослая антилопа бушбок не превышала 80 кг (Wynn, Mc. Grew, 1989).

Шимпанзе, как правило, в отличие от ранних гоминид не используют орудий для добычи мяса. Единственное исключение — случай, описанный Ф. Плои (Plooij, 1978), когда старый самец шимпанзе бросил камень в гущу стада обороняющихся кустарниковых свиней и попал в одну из них. Свиньи с испугу разбежались, а шимпанзе тем временем поймали и съели нескольких поросят.

Пищедобывающие стратегии несут в себе и черты сходства. Стратегия гоминид из Олдувая в основном характеризуется как

экстрагирующая (извлечение мозга из костей, мяса из туши). Но и у антропоидов этот принцип широко распространен. Так, в природе шимпанзе используют губки для добывания воды и извлечения костного мозга из губчатой кости.

В качестве уникальной гоминидной стратегии часто приводят постоянное использование определенных участков для обработки пищи. Так, участки FLK и KBS в Олдувае были постоянными местами, куда гоминиды сносили пищу и орудия в течение 5—10 лет (Toth, 1985). Вместе с тем данные участки не являлись лагерными стоянками, как предполагали до недавнего времени некоторые исследователи (Isaac, 1978). Места эти часто посещались хищниками, очевидно, подбиравшими остатки трапезы, о чем свидетельствуют многочисленные следы зубов на костных остатках из FLK и KBS. В последние годы становится ясно, что шимпанзе практикуют сходную стратегию. Они не только применяют молотки для раскалывания орехов, но и способны выбирать камни определенного размера и соответствующей породы в зависимости от поставленной задачи (Boesh, Boesh, 1984). В качестве постоянных мест для обработки пищи у шимпанзе обычно служат участки, где растут ореховые пальмы. Туда они и сносят каменные молотки. Однако в тех случаях, когда поблизости от пальм нет подходящих для раскалывания наковален (твердых стволов или корней деревьев, крупных камней), шимпанзе переносят к местам обработки пищи и камни и орехи (см. табл. 25). Эти сведения примечательны еще и в том плане, что позволяют доказать наличие у антропоидов представлений о пространстве, развитой памяти, целенаправленности действий.

И ранние гоминиды и шимпанзе, очевидно, обладали способностью решать задачи по переносу предметов к заданной цели, не находящейся в пределах непосредственной их видимости.

По мнению Т. Вайна и В. Мак Грю, существенное сходство в практике изготовления и использования орудий у современных шимпанзе и ранних гоминид свидетельствует об отсутствии качественных различий в уровне их интеллектуальных способностей. Однако между уровнем развития мозга и культурой производства орудий не существует однозначной связи. Не все животные, обладающие высоким уровнем интеллекта и развитыми когнитивными способностями, производят орудия и обладают культурой. Вспомним для примера таких высокоинтеллектуальных существ, как дельфины. И все же для гоминидной линии на значительных временны́х отрезках можно проследить определенную зависимость между увеличением размеров мозга и усложнением технологии изготовления и производства орудий. Сходные потенциальные интеллектуальные способности даже в пределах одного вида могут проявляться в орудийном поведении различной сложности и сочетаться с различным уровнем развития социальной и исследовательской активности. Популяции гоминид в пределах единого гетерогенного пласта вполне могли различаться по типу социальной организации и орудийным традициям. Переход

на качественно более высокий уровень развития когнитивного поведения и усложнение техники производства орудий осуществлялись в различных популяциях габилисов автономно, возможно, в пределах длительного отрезка времени. Социальные системы эгалитарного типа создавали, как нам представляется, наиболее оптимальные условия для скорейшей трансформации. Австралопитековые формы не обладали аналогичным эволюционным потенциалом для усложнения когнитивного мышления. Так, массивные австралопитеки потребляли, по всей видимости, значительно большую долю растительной пищи и их пищедобывающие стратегии в целом были проще, чем у Homo habilis. Социальные структуры их, весьма возможно, были более жесткими, иерархичными. Массивные австралопитеки хорошо адаптировались к узкому диапазону условий, и их поведенческая специализация в основном была связана с жизнью в сухих открытых саваннах.

Анализируя возможные проявления орудийной деятельности у ранних гоминид, следует остановиться на проблеме предпосылок формирования института разделения труда. В целом уже на стадии антропоидов можно проследить некоторые поведенческие предпосылки такого рода. В силу исходных врожденных, психических качеств особи противоположного пола оказываются более склонны к определенному типу деятельности или к использованию различных поведенческих стратегий. Так, самки шимпанзе иначе используют орудия для раскалывания орехов. Они применяют камни меньшего размера, чем самцы, движения самок более точные, удары наносятся с меньшей силой. Напротив, самцы чаще применяют камни большего размера, однако наносят беспорядочные удары по ореху, расходуют значительную физическую силу. Самки, прилагая значительно меньше энергии, добиваются успехов быстрее, чем самцы. В то же время самцы охотились более успешно, поскольку способны были развивать высокую скорость бега, обладая большей силой, и метать камни и палки на большее расстояние.

Многие модели социального поведения ранних гоминид предполагают существование уже на этой стадии развития выраженного полового диморфизма в сфере пищедобывательного поведения: самки занимались сбором растительной пищи, а самцы охотой. Базой для подобных моделей служат не только данные о половом разделении труда у охотников и собирателей нового времени, т. е. людей современного физического типа, но и зафиксированное в ходе полевых исследований наличие вполне определенного полового диморфизма в пищедобывательной деятельности шимпанзе. Сбор насекомых у них преимущественно удел самок, а охота — занятие самцов (Mc. Grew, 1979).

Тем не менее нам представляется, что специализация особей женского пола на собирательстве, а мужского на охоте, если она и имелась на ранних этапах эволюции гоминид, не была абсолютной. Вследствие резко выраженной сезонности в

доступности различных видов пищи применялись различные пищедобывающие стратегии, доля мясной пищи была вряд ли столь велика, чтобы самцы могли полностью удовлетворять свои потребности за ее счет. Следовательно, они тоже вынуждены были осваивать стратегии компания кореньев, раскалывания орехов, добывания личинок и т. д. Самки в свою очередь, вероятно, принимали участие в охоте, а позднее — и в транспортировке мяса к местам стоянок. Известно, что у обезьян самки так же, как и самцы, охотятся на мелких животных и едят мясо. В ряде случаев они делают это даже с большим успехом, чем самцы. Примеры такого рода описаны у бурых макаков (Estrada, Estrada, 1977). Активное участие женщин в охоте известны и в новое время у охотников и собирателей обществ: кунг-сан юга Африки, бамбути Заира, агта о-ва Лусон (Филиппины) (Bailey, Aunger, 1989; Estioko-Griffin, Griffin, 1981). Поэтому можно предполагать, что особи обоего пола обладали в целом универсальными навыками, необходимыми для охоты и собирательства. Вряд ли стоит связывать эволюцию человека с поведенческими изменениями у одного половозрастного класса. Анализ эволюционных преобразований должен учитывать специфические адаптации, характерные для особей конкретного пола и возраста, и их взаимосвязь друг с другом (Tooby, De Vore, 1987).

Уже на самых ранних этапах эволюции гоминид совершенствование пищедобывающих стратегий шло в двух различных направлениях, связанных с рядом внешних и внутренних факторов (условия среды и распределение пищи в пространстве, встречаемость определенных видов животных на данной территории, внутригрупповые традиции). Первая стратегия была направлена на повышение и усложнение индивидуального мастерства, опыта изготовления и использования орудий, индивидуальной наблюдательности и сообразительности. В основе второй стратегии лежала отработка коллективных методов добычи пищи (прежде всего речь идет о координации действий при охоте и сборе туш животных, убитых хищниками).

Если для добычи пищи не требуется коллективных усилий, то преимущества имеет ориентация на индивидуальное мастерство. Примеры такого рода известны и для антропоидов, и для современных охотников-собирателей (добыча кореньев, орехов, меда). Подрастающее поколение обучается всем навыкам путем собственного наблюдения, обучения со стороны матери или старших товарищей, а в дальнейшем на основе уже личной практики совершенствует приобретенные навыки. Вполне допустимо вопреки традиционной точке зрения, что на ранних этапах гоминидной эволюции, когда охота велась в основном на мелких (реже — средних) по размеру животных, она не носила коллективный характер. Как свидетельствуют данные из жизни современных охотников-собирателей, основную часть мяса в этих обществах охотники добывают в одиночку, пользуясь лишь копьем или луком со стрелами. Конечно, ранние гоминиды еще не обладали

таким оружием, но они могли применять для этой цели камни и заостренные палки.

Все же определенная часть пищи в популяциях ранних гоминид могла быть получена с помощью коллективных усилий. Прежде всего речь идет о сборе туш убитых хищниками животных, сопряженном с риском нападения со стороны наземных и пернатых хищников. Охота на крупного зверя требовала коллективных скоординированных действий. Вероятнее всего, она появилась на более позднем этапе гоминидной эволюции. Эти две стратегии в сочетании с рядом социальных факторов (внутригрупповые традиции в конкуренции и кооперации) могли способствовать расхождению двух линий в эволюции поведения гоминид. Первая повела к формированию социальных структур, поощряющих проявление индивидуальности (социальный престиж, уважение, предоставление преимуществ для себя и родственников, конкуренция за социальный статус). Вторая линия могла привести к усилению коллективизма, существенному подавлению всех индивидуальностей, подчинению индивидуальных желаний нуждам всего коллектива.

УНИВЕРСАЛЬНОСТЬ КАК ВАЖНЕЙШАЯ ПРЕДПОСЫЛКА ГОМИНИДНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

В начале этой главы мы уже упоминали о том, что предковые для гоминид формы скорее всего должны были обладать оптимальным сочетанием признаков и являлись неспециализированными универсалами. Для неспециализированных видов характерны более разнообразный поведенческий репертуар и способность к полифункциональному применению элемента поведения, объединению типичных для вида элементов в необычные комплексы-комбинации. Отсутствие жесткой стереотипности действий позволяет таким видам моментально реагировать на непредвиденные, необычные ситуации и успешно решать нестандартные проблемы. Способность быстрого реагирования особенно ценна для видов, живущих в нестабильной изменчивой среде, но может оказаться и своего рода преадаптацией, позволяющей виду выжить при существенной смене климата или расселиться в разнообразных экотопах. Поведение неспециализированных видов постоянно находится в нестабильном равновесии между изменчивостью и привычкой (Parker, 1978). Как отмечает тот же автор, характерной чертой описываемых видов является и большая по сравнению со специализированными видами реактивность особей. Конечно, различия между универсальными и специализированными видами достаточно условны. Универсальность поведения — это не что иное, как своего рода специализация органа, обеспечивающего поведенческую лабильность и генерализованность головного мозга (Parker, 1978). Исходя из данной посылки мы вправе заключить, что протогоминиды и гоминиды были неспециализированными в поведенческом плане формами.

Поведенческий репертуар неспециализированных видов у приматов в пределах сходного филогенетического уровня всегда несоизмеримо богаче, чем у специализированных видов (Бутовская, 1987). Вместе с тем доказано, что психические и интеллектуальные способности находятся в прямой связи с разнообразием поведенческого репертуара (Parker, 1978). Возможно, предковые формы отличались более высоким интеллектом по сравнению с другими высшими обезьянами. В условиях длительной экологической стабильности и слабо выраженной сезонности они не могли конкурировать со специализированными видами и не получили широкого распространения. Однако при быстрой и значительной смене среды обитания именно такие универсальные формы получили преимущество.

Более высокий уровень интеллектуального развития, значительная доля экстрагенетического поведения в их репертуаре позволили этой таксономической группе адаптироваться к изменениям среды в течение жизни одного поколения, переориентировать уже сложившиеся стратегии поведения. Значительная вариабельность поведения позволила предковым формам ранних гоминид использовать максимум возможностей окружающей их среды обитания. Если допустить далее, что в изменяющейся окружающей среде специализация была бы обречена на провал, то, как полагает Ч. Паркер, вполне резонно, что отбор будет способствовать появлению еще более универсальных форм с оптимальными поведенческими возможностями. Новая, более генерализованная форма, будучи более совершенной, вытеснит в короткие сроки предковую форму. Два универсальных вида не могут занимать одну экологическую нишу.

Возможно, в особенностях процесса эволюции универсальных форм и кроется разгадка причины, по которой до сей поры не найдены прямые предки гоминид: форма существовала на небольшой территории, а в дальнейшем происходила быстрая смена одного вида другим, не превосходящим по численности предшествующей. Универсализм поведения и связанное с ним развитие мозга явились краеугольным камнем, без которого эволюция гоминид была бы невозможна. Вариабельность поведения особей и способность к изобретению и освоению новых поведенческих навыков создали необходимую базу для быстрой эволюции гоминид.

Традиционно важным моментом в эволюции гоминид считают переход к выпрямленному положению тела и двуногой локомоции. О причинах, стимулировавших данное явление, писали многие исследователи. По мнению В. В. Бунака (1980), к выпрямленному положению тела привела триада факторов: всеядность, необходимость расширения кругозора и использование предметов для добывания пищи. Эти факторы и являются основой протекания процесса антропогенеза. Другие исследователи связывают бипедию с необходимостью переноса пищи на некоторое расстояние к местам постоянного обитания (аналогичным ме-

стам для сна у приматов) (Lovejoy, 1981). Но указанные объяснения не дают четкого представления о том, как бипедия сочеталась с перемещением по открытой местности и обеспечением безопасности небольших по размеру, лишенных мощных зубов и когтей существ. Не следует забывать, что двуногая локомоция ограничивала скорость передвижения, была энергетически невыгодна. Существа аналогичного размера, передвигающиеся на четырех конечностях, имели гораздо более высокую скорость и больше шансов спастись бегством от зубов хищника. Подсчитано, что максимальная скорость бега ранних гоминид была около 30 км в час, а скорость, развиваемая крупными хищниками, достигала 50 км (Fifer, 1987).

До тех пор пока гоминиды оставались в непосредственной близости от деревьев, они в любой момент могли спастись, забравшись на них. Однако в раннем и среднем плиоцене гоминиды все дальше проникали в лесосаванну и больше времени проводили на открытых пространствах. Очевидно, этому способствовала некая поведенческая предпосылка, обеспечивающая возможность обороны от хищников при удалении от спасительных деревьев. Как ведут себя шимпанзе при выходе в саванную местность? На краю леса или в лесосаванне при угрозе нападения леопардов или других крупных хищников они срывают ветки с деревьев, замахиваются и метают в хищников (Kortlandt, 1962). В саванне шимпанзе способны использовать для метания камни, правда, дальность броска невелика — всего около 5 м (Goodall, 1964).

Предки гоминид могли пойти по пути развития механизмов метания камней для защиты от хищников (Fifer, 1987). Выпрямленное положение тела и бипедия в свете этой гипотезы могли возникнуть в рамках структурных и функциональных ограничений, вызванных требованиями формирования эффективного механизма метания предметов в отдаленную мишень. Оборона от хищников была весьма успешной именно в условиях сплоченных мультисамцовых объединений, а выпрямленное положение тела обеспечило гоминидам ряд новых дополнительных возможностей адаптации к среде обитания, не требующих специализации.

Большинство экологических наблюдений за различными видами животных показало, что особи много времени проводят в бездеятельности. Так, койоты до 54,7% дневного времени отдыхают (Bekoff, Wells, 1986). Периоды длительной дневной сиесты описаны для многих видов приматов: мартышек, павианов, макаков, горилл, шимпанзе. Правда, отдыхают в основном взрослые животные, а детеныши и подростки в это время обычно играют. Гоминиды, возможно, сократили период дневного отдыха, получив тем самым дополнительное время для различной социальной, исследовательской и пищедобывающей активности (Richards, 1989). Использование жаркого времени суток стало возможным у гоминид вследствие двух крупных ароморфозов — освоению двуногой локомоции и потере волосяного покрова,

поскольку эти преобразования существенно снизили аккумуляцию тепла организмом (Wheeler, 1985). Выпрямленное положение тела сократило суммарный объем прямых солнечных лучей, попадающих на тело особей, а потеря волосяного покрова способствовала улучшению терморегуляции и препятствовала перегреву. Перечисленные морфофизиологические перестройки позволили существенно изменить стратегии пищедобывающего поведения таким образом, что гоминиды смогли избежать конкуренции со стороны других таксонов, потребляющих сходные пищевые ресурсы. Повышение активности в дневное время особенно благоприятно сказалось на развитии охоты и (или) сбора падали, так как позволило получать пищу в отсутствии более специализированных конкурентов (хищников), малоактивных в жаркое время дня.

Подводя итоги, следует сказать, что важнейшими предпосылками гоминизации явились биосоциальность — «способность устанавливать и поддерживать взаимоотношения с сородичами и жизненная необходимость в таких взаимодействиях» (Плюснин, 1990б. С. 219); универсальность поведения, его высокая вариабельность и непосредственно связанный с этими параметрами высокий уровень интеллекта. Важными условиями, обеспечившими реализацию индивидуальной вариабельности поведения, стали мультисамцовая структура групп, их относительная эгалитарность, в частности отсутствие жестких иерархических отношений с позиций силового доминирования; система матрилинейных связей и индивидуальных привязанностей; система селективного промискуитета, устраняющая вероятность конфликтов между самцами за полового партнера и одновременно способствующая поддержанию высокого уровня полиморфизма в пределах группы. Указанные выше социальная структура и особенности социального и сексуального поведения создали благоприятную базу для реализации инноваций, связанных с изменением способа локомоции, развитием орудийной деятельности и усовершенствованием пищедобывательных стратегий, направленных на увеличение доли мясной пищи в рационе гоминид.

Таким образом, результаты нашего исследования приводят к выводу, что прав был Г. Кларк, который утверждал: «... изучение приматов, особенно анатомии и поведения горилл и шимпанзе, имеет непосредственное отношение к пониманию биологической сущности и образа жизни древних гоминид» (Clark, 1977. P. 38).

Судя не только по приматологическим, но и этнографическим данным об охотниках и собирателях нового времени можно предполагать, что праобщины древнейших гоминид насчитывали в своем составе от 30 до 75 особей. В формировании этих праобщин и обеспечении их последующей стабильности большую роль играли женщины. Для брачных отношений, видимо, была характерна тенденция к экзогамии.

Итак, мы рассмотрели организацию и формы группового и индивидуального поведения обезьян и стайных хищников

и попытались выявить в них биологические предпосылки сложения ранних типов общественной организации и поведения формирующихся людей. Мы предприняли также попытку выяснить, как влияли биологические предпосылки на действие социальных факторов, прежде всего трудовой деятельности и ее ведущих видов — охоты и собирательства, в процессе возникновения человека и общества.

Анализ поставленных в книге проблем и соответствующего фактического материала прежде всего (но не только) по этологии привел нас к выводу, что биологические предпосылки в групповой организации и поведении животных, особенно наземных обезьян и прежде всего антропоидов, сыграли положительную роль в возникновении социальной организации формирующихся людей (прегоминид и ранних гоминид) и под влиянием социальных факторов облегчили развитие таких институтов и норм поведения складывающегося общества, как коллективизм производства и потребления, локальная (но еще неродовая) экзогамия, ведущая роль женщин как стабильного ядра дородовой общины (локально-экзогамной группы).

В процессе гоминизации и охотничьей деятельности предок человека, если пользоваться выражением Э. Каспари, превратился в социального хищника, живущего в саванне.

В период адаптации к жизни в саванне происходили изменения в социальной организации. Даже у шимпанзе в кустарниковой саванне организационная структура более прочна, чем в лесу, и, вероятно, в том же направлении совершались изменения у ранних гоминид, требовалась организация со сравнительно крепкими связями, необходимая для кооперации на охоте. Пока прегоминиды охотились на мелкую дичь, их сообщества, вероятно, были маленькими, так как подобная охота не могла обеспечить пищей большой коллектив. Но уже австралопитеки, по-видимому, охотились на крупных животных, и это потребовало увеличения количества участников коллективной охоты. Более крупные группы лучше защищались от хищников, но роль данного фактора уменьшилась с расширением использования орудий. Сомнительно, что на раннем этапе гоминизации группы прегоминид были территориальными, этого нет у большинства приматов саванны (Caspari, 1972). Форма социальной организации сама по себе не дает оснований для выводов о типе половых связей у ранних гоминид. Скорее всего у них существовали различные типы и социальной организации, и половых связей в зависимости от уровня развития, экологических и иных факторов. Даже у отсталых этнографических групп нового времени встречаются разнообразные брачные системы и варианты социальной организации, и не все из них можно приписать различию в уровне развития.

Для взаимоотношений членов большинства праобщин были, по-видимому, характерны отсутствие жесткой иерархии доминирования, избегание контактных форм внутригрупповой агрессии, наличие различных форм взаимной помощи и поддержки, более или менее равный доступ к пище всех членов праобщины, включая калек от рождения и больных, участие в репродукции всех мужчин, возможность для женщины выбора полового партнера. Лидерами праобщины часто становились мужчины, обладавшие способностью устанавливать и поддерживать дружеские связи с ее другими членами, опытом предотвращать или гасить внутригрупповые конфликты. Однако это не означает, что все праобщины были сходны между собой по степени выраженности иерархических отношений. В ряде случаев лидером мог являться сильный агрессивный мужчина.

Ранее мы уже подчеркивали то обстоятельство, что социальные отношения и тип социальной организации групп у одного и того же вида гоминид могли варьировать. Различия эти были связаны не только с особенностями среды обитания, но и с социальными традициями группы, индивидуальными качествами ее членов, прежде всего лидера (Бутовская, 1989). И роль этих последних факторов в процессе эволюции становилась все заметнее.

Как показывают этнографические материалы, общества охотников-собирателей, имеющие один и тот же способ жизнеобеспечения, могут обладать эгалитарными и неэгалитарными социальными структурами. Дж. Вудборн приводит примеры эгалитарных обществ, обитающих в самых различных экологических условиях — в пустыне — кунг, в саванне — хадза, во влажном тропическом лесу — мбути (Woodburn, 1982). Как показывает О. Ю. Артемова (1992), в идентичном диапазоне условий, по всей видимости, обитали ранее неэгалитарные общества — австралийские племена, для которых характерна выраженная дифференциация социальных статусов членов племени.

Приматологические материалы позволяют не только подкрепить вывод О. Ю. Артемовой относительно отсутствия универсальной зависимости между экологическими условиями, историческим временем возникновения и социальной структурой первобытных сообществ, но и рассматривать ее как некий более общий признак социальных систем. Подобно тому как разные типы социальной организации у приматов не могут быть выстроены в единый эволюционный ряд, а жесткость иерархии в мультисамцовых группах не является показателем их уровня развития, так эгалитарность и неэгалитарность первобытных сообществ не могут рассматриваться в качестве разных ступеней развития общества.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. П. 1974. О некоторых биологических факторах, важных для формирования социальной организации // СЭ. № 5.
Алексеев В. П. 1984. Становление человечества. М.
Алексеева Л. В. 1977. Полицикличность размножения у приматов и антропогенез. М.
Алексеева Л. В. 1978. Приматоведение и предыстория человеческого общества // Вопр. антропологии. Вып. 59. С. 24—38.
Артемова О. Ю. 1992. Первобытный эгалитаризм и дифференциация статусов у охотников и собирателей // Исследования по первобытной истории / Под ред. А. И. Першица. М. С. 56—82.
Арутюнов С. А. 1974. О форме стада предлюдей // СЭ. № 5.
Бахолдина В. Ю. 1988. Гетерогенный пласт гоминид как объект общего эволюционного процесса // Вопр. антропологии. Вып. 81. С. 18—28.
Беляев В. К. 1981. Современная наука и проблемы исследования человека // Вопр. философии. № 3. С. 3—16.
Борисковский П. И. 1977. Возникновение человеческого общества // Палеолит мира: Африка. Л.
Бунак В. В. 1975. Формы поведения человекообразных обезьян и проблема антропогенеза // Вопр. антропологии. Вып. 51.
Бунак В. В. 1980. Род Homo его возникновение и последующая эволюция. М.
Бутовская М. Л. 1985а. Этологические механизмы некоторых форм группового поведения приматов как предпосылка антропосоциогенеза. М.
Бутовская М. Л. 1985б. Исследования агрессивного поведения приматов и их значение для разработки проблем антропогенеза // СЭ. № 41.
Бутовская М. Л. 1987. Эволюция группового поведения приматов как предпосылка антропосоциогенеза // СЭ. № 1. С. 52—69.
Бутовская М. Л. 1988. Перспективы использования этологических материалов и методов в антропологии и этнографии // СЭ. № 5. С. 26—37.
Бутовская М. Л. 1989. Реконструкция групповой организации и социального поведения ранних гоминид в свете данных приматологии // Биологические предпосылки антропосоциогенеза / Под ред. В. П. Алексеева, М. Л. Бутовской. М. Ч. 2. С. 55—111.
Бутовская М. Л., Загородний В. А. 1991. Роль социальных факторов в развитии орудийной деятельности на ранних стадиях эволюции гоминид // Поведение приматов и проблемы антропогенеза. М. С. 4—14.
Бутовская М. Л., Ладыгина О. Н. 1989. Структура и закономерности поддержки в столкновениях у бурых макаков // Биол. науки. № 10. С. 64—70.
Бутовская М. Л., Ладыгина О. Н. 1990. Родственные связи и агонистическое поведение в группе бурых макаков // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 95, вып. 3. С. 3—19.
Бутовская М. Л., Ладыгина О. Н. 1991. Родственные и индивидуальные предпочтения в направленности дружелюбных контактов у бурых макаков // Там же. Т. 96, вып. 3. С. 14—26.
Геодакян В. А. 1972. О структуре эволюционирующих систем // Проблемы кибернетики. М. Вып. 2.
Гольцман М. Е. 1984. Социальное доминирование и социальная стимуляция: Частные проблемы и общие принципы // Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. Пущино. С. 108—134.
Григорьев Г. П. 1977. Палеолит Африки // Палеолит мира: Африка. Л.
Дерягина М. А. 1986. Манипуляционная активность приматов. М.

Дерягина М. А.; Бутовская М. Л. 1983. Об этологическом подходе в изучении агрессивного поведения обезьян // Биол. науки. № 7. С. 54—57.
Дольник В. 1989. О брачных отношениях // Знание — сила. № 7. С. 72—77.
Дьюсбери Д. 1981. Поведение животных: Сравнительные аспекты. М.
Ефимов Ю. И. 1981. Философские проблемы теории антропосоциогенеза. Л.
Золотарев А. М. 1964. Родовой строй и первобытная мифология. М.
Зубов А. А. 1976. Антропогенез как фаза эволюции живого мира // Биологические предпосылки гоминизации. М. С. 7—20.
Зубов А. А. 1983. Общие предпосылки гоминизации // Вопр. антропологии. Вып. 71. С. 29—41.
Зубов А. А. 1987. Эволюция рода Homo: от архантропа до современного человека // Итоги науки и техники. Антропология. М. Т. 2. С. 93—143.
Кон И. С. 1988. Введение в сексологию. М.
Кропоткин П. А. 1907. Взаимная помощь как фактор эволюции. СПб.
Крушинский Л. В. 1973. Роль элементарной рассудочной деятельности в эволюции групповых отношений у животных // Вопр. философии. № 11. С. 120—131.
Крушинский Л. В. 1977. Биологические основы рассудочной деятельности: Эволюционный и физиолого-генетический аспекты поведения. М.
Линден Ю. 1981. Обезьяны, человек и язык. М.
Лобашов М. И. 1961. Сигнальная наследственность // Исследования по генетике. Л. С. 3—11.
Мантейфель Б. Н. 1987. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.
Мейшвили Н. В., Бутовская М. Л., Чалян В. Г. 1991. Доминантный ранг и размножение у самок макаков // Поведение приматов и проблемы антропогенеза / Под ред. Е. З. Годиной. М. С. 27—37.
Меннинг О. 1982. Поведение животных. М.
Овсянников Н. Г., Бадридзе Я. К. 1989. Понятие психологического комфорта в интерпретации движущих сил поведения // ДАН СССР. Т. 306. № 4. С. 1015—1018.
Орлов В. В. 1974. Материя, развитие, человек. Пермь.
Панов Е. Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.
Плюснин Ю. М. 1990а. Пространственное поведение человека: (Методы проксемических исследований). Новосибирск. Препринт.
Плюснин Ю. М. 1990б. Проблема биосоциальной эволюции. Новосибирск.
Промптов А. Н. 1956. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.; Л.
Рогинский Я. Я. 1938. О психотехническом исследовании разных племен и народов // Наука о расах и расизм. М. (Тр. НИИ антропологии МГУ; Вып. 4).
Северцов А. Н. 1922. Эволюция и психика. М.
Семенов Ю. И. 1974. Происхождение брака и семьи. М.
Семенов Ю. И. 1983. Предпосылки становления человеческого общества // История первобытного общества: Общие вопросы: Проблемы антропосоциогенеза. М. С. 228—292.
Семенов Ю. И. 1989. На заре человеческой истории. М. Словарь физиологических терминов. 1987 / Под ред. О. Г. Газенко. М.
Тейяр де Шарден П. 1987. Феномен человека. М.
Тих Н. А. 1970. Предыстория общества. Л.
Тэрнер В. 1983. Символ и ритуал. М.
Урысон М. И. 1970. Некоторые проблемы антропогенеза в свете новых палеоантропологических открытий // Итоги науки и техники. Антропология. М.
Фабри К. Э. 1974. Стадное поведение обезьян и социальная организация // СЭ. № 5. С. 120—123.
Файнберг Л. А. 1974. О некоторых предпосылках возникновения социальной организации // СЭ. № 5.
Файнберг Л. А. 1980. У истоков социогенеза: От стада обезьян к общине древних людей. М.
Фирсов Л. А. 1982. И. П. Павлов и экспериментальная приматология. Л.
Фирсов Л. А. 1987. Высшая нервная деятельность обезьян и проблемы антропогенеза // Физиология поведения: Нейробиологические закономерности. Л. С. 639—711.
Фирсов Л. А., Плотников В. Ю. 1981. Голосовое поведение антропоидов. Л.
Фосси Д. 1990. Гориллы в тумане. М.

Фридман Э. П. 1979. Приматы. М.
Фридман Э. П. 1989. Эволюционные, сравнительно-биологические и исторические основания горизонтальной систематики гоминоидов // Биологические предпосылки антропосоциогенеза / Под ред. В. П. Алексеева, М. Л. Бутовский. М. С. 23—80.
Хайнд Р. 1975. Поведение животных. М.
Хрисанфова Е. Н. 1987. Древнейшие этапы гоминизации // Итоги науки и техники. Антропология. М. Т. 2. С. 6—92.
Чалян В. Г., Мейшвили Н. В. 1989а. Демографические характеристики стада приматов как модель аналогичных образований у ранних гоминид // СЭ. № 2. С. 115—122.
Чалян В. Г., Мейшвили М. Н. 1989б. Поведение и стадии полового цикла у павианов гамадрилов как модель общения между полами у ранних гоминид // Биологические предпосылки антропосоциогенеза / Под ред. В. П. Алексеева, М. А. Бутовской. М. 4.1. С. 81—97.
Шаллер Дж. 1971. Год под знаком гориллы. М.
Шнирельман В. А. 1989. Демографические и этнокультурные процессы // История первобытного общества: Эпоха первобытной родовой общины. М.
Эспинас А. 1982. Социальная жизнь животных: Опыт сравнительной психологии с прибавлением краткой истории социологии. СПб.
Abbott D. H., McNeilly A. S., Lunn S. F., Hulmer M. J., Burden F. J. 1981. Inhibition of ovarian function in subordinate female marmoset monkeys (Callithrix Jacchus jacchus) // J. Reprod. and Fertil. Vol. 63, N 3. P. 334-345.
Adang D. M. J. 1985. Exploratory aggression in chimpanzees // Behaviour. Vol. 95, N 1/2. P. 138-163.
Alexander B. K. 1970. Parental behavior of adult male japanese monkeys // Ibid. Vol. 36. P. 270-285.
Alexander R. 1979. Darwinism and the human affairs. Cambridge (Mass.).
Altman I., Chemers M. 1980. Culture and environment. Monterey (Calif.).
Altmann J. 1984. Sociobiological perspectives on parenthood // Parenthood: A psychodynamic perspective / Ed. R. Cohen et al. N.Y.
Anderson C. A. 1987. Female transfer in baboons // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 73. P. 241-250.
Anderson C. M. 1989. The spread of exclusive mating in a chacma baboon population // Ibid. Vol. 78, N 3. P. 355-360.
Ardrey R. 1966. The territorial imperative. N.Y.
Ardrich-Blake B., Dunbar H. 1971. Observations on baboons, Papio anubis in an Arid region in Ethiopia // Folia Primatol. Vol. 15. P. 1-35.
Asquith P. J. 1986. Anthropomorphism and Japanese tradictions in primatology // Primate ontogeny, cognition and social behaviour. N.Y. Vol. 3. P. 61-71.
Bailey R. C., Aunger R. 1989. Significance of the social relationships of Efe Pypmy men in the Ituri Forest, Zaire // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 78, N 4. P. 495-507.
Barton F. D., Chan L. K. W. 1987. Notes on the care of long-tail macaque (Macaca fascicularis) infants by stump-tail macaques (Macaca thibetana) // Canad. J. Zool. Vol. 65, N 3. P. 752-755.
Bateson P. P. Y. 1986. Optimal outbreeding and the development of sexual preferences in the Japanese Quail // Ztschr. Tierpsychol. Vol. 53, N 3. S. 231-244.
Baum N. J., Everitt B. J., Herbert J. M., Keverne E. B. 1977. Hormonal basis of proceptivity and receptivity in female primates // Arch. Sexual Behav. N 6. P. 173-192.
Bayart F., Anderson J. R. 1985. Mirror-image reactions in a tool-using, adult male Macaca tonkeana // Behav. Process. N 10. P. 219-227.
Beecher M. D. 1982. Signature systems and kin recognition // Amer. Zool. Vol. 22. P. 477-490.
Behrens H. 1976. Questions for the ethologist on the social life of early man // Curr. Anthropol. Vol. 17, N 4.
Behrens H. 1980. Welche menschlichen Socialemenente sind in der vormenschlichen antropoiden Entwicklung verwurzelt? // EAL. Ly. Bd. 11, H. 1.
Bekoff M., Wells M. C. 1986. Social ecology and behavior of coyotes // Adv. Study Behav. Vol. 16. P. 238-252.
Berghe P. L. van den. 1983. Human inbreeding avoidance: Culture in nature // Behav. and Brain Sci. Vol. 6. P. 91-136.
Bernstein I. S. 1981. Dominance: the baby and the bathwater // Ibid. Vol. 4. P. 419-457.

Bernstein I. S. 1984. The adaptive value of maladaptive behavior or You've got to be stupid in order to be smart // Ethol. and Sociobiol. Vol. 5, N 3. P. 297-303.
Bernstein I. S., Ehardt C. L. 1986. The influence of kinship and socialization on aggressive behaviour in rhesus monkeys (Macaca mulatta) // Anim. Behav. Vol. 34, N 3. P. 739-747.
Bernstein I. S., Wade T. D. 1983. Intersexual selection and male mating strategies in baboons and macaques // Intern. J. Primatol. Vol. 4, N 2. P. 201-235.
Bettelheim B. 1969. Children of the dream. N.Y.
Birdwhistell R. I. 1963. The kinetic level in the investigation of the emotions // Expression of the emotions. N.Y. P. 123-139.
Bishof N. 1975. Comparative ethology of incest avoidance // Biosocial anthropology. L.
Bixler R. H. 1986. Of apes and men (including females) // J. Sex Res. Vol. 22, N 2. P. 255-267.
Blumenschine R. J. 1986. Carcass consumption sequences and the archaeological distinction of scavenging and hunting // J. Hum. Evol. Vol. 15. P. 639-659.
Blumenschine R. J. 1989. A landscape taphonomic model of the scale of prehistoric scavenging opportunities // Ibid. Vol. 18. P. 345-371.
Boesh Ch., Boesh H. 1981. Sex differences in the use of natural hammers by wild chimpanzees: A preliminary report // Ibid. Vol. 10. P. 585-593.
Boesh Ch., Boesh H. 1984. Possible causes of sex differences in the use of natural hammers by wild chimpanzees // J. Hum. Evol. Vol. 13. P. 415-440.
Boesh Ch., Boesh H. 1989. Hunting behavior of wild chimpanzees in the Tai national park // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 78. P. 547-573.
Boldwin J. D. 1971. The social organization of semifreeranging troop of squirrel monkeys (Saimiri Sciureus) // Folia Primatol. Vol. 14, N 1. P. 23-50.
Borgia G. 1980. Human aggression as a biological adaptation // The evolution of human social behavior / Ed. J. S. Lockard. N.Y.; Oxford. P. 165-192.
Box H. O., Fragaszy D. M. 1986. The development of social behaviour and cognitive abilities // Primate ontogeny, cognition and social behaviour. N.Y. Vol. 3. P. 119-128.
Bromage T. G., Dean M. C. 1985. Re-evaluation of the age at death of immature fossil hominids // Nature. Vol. 317. P. 525-527.
Brown F., Herris J., Leakev R., Walker A. 1985. Early Homo erectus skeleton from West Lake Turkana, Kenya // Nature. Vol. 316, N 6031. P. 788-792.
Bulger J., Hamilton W. J. 1987. Rank and density correlates of inclusive fitness measures in a natural chacma baboon (Papio ursinus) troop // Intern. J. Primatol. Vol. 8, N 6. P. 635-650.
Burke T., Bruford M. W. 1987. DNA fingerprinting in birds // Nature. Vol. 327. No 6118. P. 149-152.
Busse C. D. 1978. Do chimpanzees hunt cooperatively? // Amer. Natur. Vol. 112. P. 767-770.
Busse C. D., Gordon T. P. 1984. Infant carrying by adult male mangobeys (Cercocebus atys) // Amer. J. Primatol. Vol. 6, N 1. P. 133-141.
Butovskaya M. L., Deriagina M. A. 1989. The ethological approach in the investigation of human evolution // Abstr. symp. on foundations for different approaches to the study of human evolution. Liblice. P. 4-5.
Butovskaya M. L., Ladygina O. N. 1989. Support and cooperation in agonistic encounters of stumptail macaques (Macaca arctoides) // Anthropologie. Vol. 27, N 1. P. 73-81.
Bygott J. D. 1975. Agonistic behavior, dominance and social structure in wild chimpanzees of the Gombe national park // The great apes / Ed. D. A. Hamburg, E. R. McCown. Menlo Park. P. 405-428.
Byrne R., White A., Henzi S. 1987. One-male groups and intergroup interactions of mountain baboons // Intern. J. Primatol. Vol. 8, N 6. P. 615-633.
Campbell B. 1972. Man for all seasons // Sexual selection and the descent of man, 1877-1971. Chicago.
Caspari F. 1972. Sexual selection in human evolution // Ibid.
Cavallo J. A., Blumenschine R. J. 1989. Tree-stored leopard kills: Expanding the hominid scavenging niche // J. Hum. Evol. Vol. 18, N 4. P. 393-399.
Chagnon N. 1982. Sociodemographic attributes of nepotism in tribal populations: Man the rule breaker // Current problems in sociobiology. Cambridge. P. 291-318.
Chance M. 1967. Open groups in hominid evolution // Man. Vol. 2, N 1.
Chance M., Jolly A. 1972. Social groups of monkeys, apes and man. N.Y.

Chance M. R. A. 1975. Social cohesion and the structure of attention // Biosocial anthropology. N.Y.
Chance M. R. A. 1976. The organization of attention in groups // Methods of inference from animal to human behaviour / Ed. M. V. Cranach. Chicago. P. 213-236.
Chapais B. 1983. Dominance, relatedness and the structure of female relationships in rhesus monkeys // Primate social relationships / Ed. R. Hinde. Oxford. P. 208-219.
Chapais B. 1991. Matrilineal dominance in Japanese macaques: The contribution of an experimental approach // The monkeys of Arashiama / Ed. L. M. Fedigan, P. J. Asquith. N.Y. P. 251-273.
Cheney D. L., Lee P. C., Seyfarth R. M. 1981. Behavioral correlates of non-rendom mortality among free-ranging female vervet monkeys // Behav. Ecol. and Sociobiol. Vol. 9. P. 153-161.
Cheney D. L., Seyfarth R. M. 1986. The recognition of social alliances by vervet monkeys // Anim. Behav. Vol. 34. P. 1722-1731.
Chepko-Sade B. D. 1979. Patterns of group splitting within matrilineal kinship groups: A study in group structure // Behav. Ecol. and Sociobiol. Vol. 5. P. 67-86.
Chevezud J. M., Dow M. M. 1985. An autocorrelation analysis of genetic variation due to lineal fission in social groups of rhesus macaques // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 67, N 2. P. 13-122.
Chiarelli B. 1986. The origin of human language // Fossil man — new facts, new ideas. Brno. P. 55-60. (Anthropos; Vol. 23).
Chism D. J., Rowell T. E., Richards S. M. 1978. Daytime births in captive patas monkeys // Primates. Vol. 19, N 4. P. 765-767.
Clark G. 1970. Aspects of prehistory. L.
Clutton-Brock T. H. 1974. Primate social organization and ecology // Nature. Vol. 250. P. 539-542.
Clutton-Brock T. H., Harvey P. 1978. Evolutionary rules and primate societies // Readings sociobiology. San Francisco. P. 293-310.
Conroy G. C., Vannier M. W. 1987. Dental development of the Taung skull from computerized tomography // Nature. Vol. 329. N 6190. P. 625-627.
Cords M., Mitchell B. J., Tsingalis H. M., Rowell T. F. 1986. Promiscuous mating among blue monkeys in the Kakamega forest, Kenya // Ethology. Vol. 72, N 3. P. 214-226.
Crockett C. M. 1987. Diet, dimorphism and demography: Perspectives from howlers to hominids // The evolution of human behavior: Primate models / Ed. W. G. Kinzey. N.Y. P. 115-135.
Crook J. H., Gartlan J. S. 1966. Evolution of primate societies // Nature. Vol. 210. P. 1200-1203.
Daly M., Wilson M. 1983. Sex, evolution and behavior. Boston.
Davis D. 1984. Adult male infant interactions in the chimpanzee (Pan troglodytes) // Primate paternalism. N.Y. P. 244-258.
Deag I. M., Crook J. H. 1971. Social behaviour and agonistic buffering in wild barbary macaque Macaca sylvana L. // Folia Primatol. Vol. 15. P. 183-200.
Doleshal S. D. 1986. Schraeder: A gorillas first three weeks // Zoonor. Vol. 2. P. 7-9.
Drickamer L. C. 1974. A ten year summary of reproductive data for free ranging M. mulatta // Folia Primatol. Vol. 21. P. 61-80.
Dunbar R. I. 1984. Infant use by male gelada in agonistic contexts: agonistic buffering, progenv protection or soliciting support? // Primates. Vol. 25, N 1. P. 28-35.
Easley S. P., Coelho A. M. 1988. Lipsmacking and dominance status in baboons // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 75, N 2. P. 206.
Eaton G. 1972. Snowball construction by a feral troop of Japanese macaques (M. fuscata) living under seminatural conditions // Primates. Vol. 13, N 4. P. 411-414.
Ehardt C. L., Bernstein I. S. 1986. Matrilineal overthrows in rhesus monkey groups // Intern. J. Primatol. Vol. 7, N 5. P. 157-182.
Eibl-Eibesfeldt I. 1972. Similarities and differences between cultures and expressive movements // Non verbal communication / Ed. R. A. Hinde. Cambridge. P. 297-314.
Eibl-Eibesfeldt I. 1975. Aggression in the !Ko-Bushmen // Psychological anthropology / Ed. Th. R. Williams. The Hague; P. 317-331.
Eisenberg J., Muckenhirn N., Rudran R. 1972. The relation between ecology and social structure in primates // Science. Vol. 176, N 4037. P. 863-874.
Epple Y. 1975. The behavior of marmoset monkeys (Callithricidae) // Primate behavior: Developments in field and laboratory research / Ed. L. A. Rosenblum. Vol. 4. P. 195-240.

Estioko-Guffin A., Griffin B. 1981. Woman the hunter: the Agta // Woman the Gatherer. New Haven.
Estrada A., Estrada R. 1977. Patterns of predation in a free-ranging troop of stumptial macaques Macaca arctoides: Relations to ecology. 2 // Primates. Vol. 18. P. 633-646.
Fa J. E. 1989. The genus Macaca: A review of taxonomy and evolution // Mammal Rev. Vol. 19, N 2. P. 95-81.
Fagan B. 1974. Men of the Earth. Boston.
Fairbanks L. A., McGuire M. T. 1987. Mother-infant relationships in vervet monkey: Response to new adult males // Intern. J. Primatol. Vol. 8, N 4. P. 351-366.
Fejos P. 1943. Ethnography of the Yagua. N.Y.
Fifer F. C. 1987. The adoption of bipedalism by the hominids: A new hypothesis // J. Hum. Evol. Vol. 2, N 2. P. 135-147.
Fisher H. E. 1989. Evolution of human serial pairbonding // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 78. P. 331-354.
Fletcher D. J. C. 1987. The behavioral analysis of kin recognition: Perspectives on methodology and interpretation // Kin recognition in animals / Ed. D. J. C. Fletcher, Ch. D. Michener. Chichester; N.Y. P. 19-54.
Fossey D. 1979. Development of the mountain gorilla (Gorilla gorilla beringei) // The great apes. Menlo Park.
Fossey D. 1982. Reproduction among free-living mountain gorillas // Amer. J. Primatol. Vol. 1, suppl. P. 97-104.
Fox R. 1975. Primate kin and human kinship // Biosocial anthropology. L.
Freeman D. G. 1979. Human sociobiology: A holistic approach. N.Y.
Galdikas M. F. 1981. Orangutan sexuality in the wild // Reproductive biology of the great apes: Comparative and biomedical perspective / Ed. C. L. Graham. N.Y. P. 281-300.
Galdikas M. F. 1985. Adult male sociality and reproductive tactics among orangutans at Tanjung puting // Folia Primatol. Vol. 45, N 1. P. 9-24.
Gallup G. G. 1987. Self-awareness // Comparative primate biology. N.Y. Vol. 2B: Behavior, cognition and motivation / Ed. G. Mitchell, J. Erwin. P. 3-16.
Gartlan J., Brain C. 1968. Ecology and social variability in Cercopithecus athiops and Cercopithecus mitis // Primates. N.Y.
Ghiglieri M. P. 1985. The social ecology of chimpanzees // Sci. Amer. Vol. 252, N 6. P. 102-113.
Goldizen A. W. 1987. Tamarins and marmosets: Communal care of offspring // Primate societies. Chicago. P. 34-43.
Goldizen A. M., Terborgh J. 1986. Cooperative polyandry and helping behavior in saddle-backed tamarins (Saguinus fuscickollis) // Primate ecology and conservation. Vol. 2. P. 192-198.
Goodall J. 1968. The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream reserve // Anim. Behav. Monogr. Vol. 1(3). P. 161-311.
Goodall J. 1973. The behavior of chimpanzees in their natural habitat // Amer. J. Psychiat. Vol. 130, N 1.
Goodall J. 1986. The chimpanzees of Gombe: Patterns of behavior. Cambridge.
Goodall J., Athumani J. 1980. An observed birth in a free-living chimpanzees (Pan troglodytes schweinfurthii) in Gombe national park, Tanzania // Primates. Vol. 21, N 4. P. 545-549.
Goodall J., Bandora A., Bergmann S., Busse C., Matama H., Mpongo E., Pierce A., Riss D. 1979. Inter-community interactions in the chimpanzee population of the Gombe national park // The great apes. Menlo Park. P. 13-53.
Goody J. 1976. Production and reproduction. Cambridge.
Gouzoules H., Gouzoules S., Fedigan S. 1982. Behavioral dominance and reproductive success in female Japanese monkeys (M. fuscata) // Anim. Behav. Vol. 30. P. 1138-1150.
Gouzoules S. 1984. Primate mating systems, kin associations, and cooperative behavior: Evidence for kin recognition? // Yb. Phys. Anthropol. Vol. 27, N 1/2. P. 99-134.
Graves C. P. 1967. Ecology and taxonomy of the gorilla // Nature. Vol. 213. P. 890-893.
Gubernick D. J. 1980. Maternal “impriting” or maternal “labeling” in goats? // Anim. Behav. Vol. 28, N 1/2. P. 124-129.
Hall K. R. L., De Vore I. 1965. Baboon social behavior // Primate behavior: Field studies of monkeys and apes, I / Ed. De Vore. N.Y. P. 53-110.

Hamburg D. 1974. Recent observations of aggressive behavior in the great apes // Lois Leakey memorial lecture. Philadelphia.
Hamilton M. C. 1984. Revising evolutionary narratives: A consideration of alternative assumption about sexual selection and competition for mates // Amer. Anthropol. Vol. 86, N 3. P. 651-662.
Hamilton W. J. 1985. Demographic consequences of a food and water shortage to desert chacma baboons (Papio ursinus) // Intern. J. Primatol. Vol. 6, N 5. P. 451-462.
Hanby J. P. 1980. Relationship in six groups of rhesus monkeys, 1. Networks // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 52, N 4. P. 549-564.
Harcourt A. H. 1979a. Social relationships between adult male and female mountain gorillas in the wild // Anim. Behav. Vol. 27. P. 325-342.
Harcourt A. H. 1979b. The social relations and group structure of wild mountain gorillas // The great apes. Menlo Park.
Harcourt A. H. 1981. Intermale competition and the reproductive behavior of the great apes? // Reproductive biology of the great apes: Comparative and biomedical perspectives / Ed. C. E. Graham. N.Y. P. 265-279.
Harcourt A. H., Fossey D., Stewart K., Watts D. 1980. Reproduction in wild gorillas and orang-utans // Intern. Zool. Yb. Vol. 13. P. 189-194.
Hausfater G. 1975. Dominance and reproduction in baboons (Papio cynocephalus): A quantitative analysis // Contrib. Primatol. N 7. P. 1-150.
Hausfater G., Altmann J., Altmann S. 1986. Sexual selection in Amboseli baboons: Analysis of adult male rank occupancy patterns // Amer. J. Primatol. Vol. 10, N 4. P. 406-407.
Hausfater G., Cairns S. J., Levin R. N. 1987. Variability and stability in the rank relations of nonhuman primate females: Analysis by computer simulation // Ibid. Vol. 12, N 1. P. 55-70.
Hausfater G., Takacs D. 1987. Structure and function of hindquater presentations in yellow baboons (P. cynocephalus) // Ethology. Vol. 74, N 3/4. P. 297-319.
Hill K. 1987. Hunting and human evolution // J. Hum. Evol. Vol. 11. P. 521-544.
Hinde R. A. 1983. Primate social relationships, an integrated approach // Description of social behaviour. Oxford. etc. P. 19-34.
Hinde R. A. 1987a. Individuals, relationships and culture: (Links between ethology and the social science). Cambridge; N.Y.
Hinde R. A. 1987b. Can nonhuman primates help us understand human behaviour? // Primate societies. Chicago. P. 413-420.
Hiraiwa-Hasegawa U. 1988. Adaptive significance of infanticide in primates // Primates. Vol. 3, N 5. P. 102-105.
Hiraiwa-Hasegawa U., Hasegawa T., Nishida T. 1984. Demographic study of a large-sized unit group of chimpanzees in the Mahale Mountains, Tanzania: A preliminary report // Ibid. Vol. 25. P. 401-413.
Holmes W. Y., Sherman P. W. 1983. Kin recognition in animals // Amer. Sci. Vol. 71.
Hong L. K. 1984. Survival of the fastest: On the origin of premature ejaculation // J. Sex. Res. Vol. 20, N 1. P. 109-122.
Horr D. A. 1975. The Borneo orang-utan: Population structure and dynamics in relation to ecology and reproductive strategy // Primate behavior: Development in field and laboratory research / Ed. L. A. Rosenblum. N.Y. Vol. 4. P. 307-323.
Horrocks J. A., Hunte W. 1983. Rank relations in vervet sisters: A critique of the role of reproductive value // Amer. Natur. Vol. 122. P. 417-421.
Hrdy S. B. 1981. The woman that never evolved. Cambridge.
Hubrecht R. C. 1984. Field observations on group size and composition of the common marmoset (Callithrix Jacchus) at Tapacura, Brazil // Primates. Vol. 25. P. 13-21.
Huffman M. A. 1984. Stone play of Macaca fuscata in Arashijama 8 Troop: transmission of nonadaptise behavieuv // Hum. Evol. Vol. 13. N 7. P. 723.
Huffman M. A. 1987. Consort intrusion and female mate choice in Japanese macaques (M. fuscata)
Huffman M. A., Quiatt D. 1986. Stone handling by japanese macaques (macaca fuscata). Implications for tool use of stone // Primates. Vol. 27. N 4. P. 413—423.
Hugh G. A. 1977. The evolution of "agonistic buffering" in baboons and macaques // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 47, N 1. P. 133.

Hunte W., Horrocks J. A. 1987. Kin and non-kin interventions in the aggressive disputes of vervet monkeys // Behav. Ecol. and Sociobiol. Vol. 20, N 3. P. 257-263.
Imanishi K. 1960. The origin of the human family: A primatological approach // Jap. Ethol. Vol. 25. P. 119-130.
Isaac G. L. 1976. Plio-pleistocene artifact assemblages from East Rudolph, Kenya // Earliest man and environments in the Lake Rudolph / Ed. G. Coppens et al. Basin. Press.
Isaac G. L. 1984. The archaeology of human origin: Studies of the lower pleistocene in East Africa, 1971-1981 // Adv. World Archaeol. N 3. P. 1-86.
Itani J. 1966. Social organization of chimpanzees // Shizen. Vol. 21, N 8.
Itani J., Suzuki A. 1967. The social unit of chimpanzees // Primates. Vol. 8. P. 355-381.
Jungers W. L., Stern J. T. 1983. Body proportions, skeletal allometry and locomotion in the Hadar hominids: A reply to Wolpoff // J. Hum. Evol. Vol. 12. P. 673-684.
Kano T. 1979. A pilot study on the ecology of pygmy chimpanzees, Pan Paniscus // The great apes. Menlo Park.
Kaplan J. R. 1977. Intergroup variation in the social behaviour of rhesus monkeys // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 47, N 1. P. 141.
Kaplan J. R. 1978. Fight interference and altruism in rhesus monkeys // Ibid. Vol. 49, N 2. P. 241-250.
Kaplan J. R., Chikazawa D. R., Manuck S. B. 1987. Aspects of fight interference in free-ranging and compound-dwelling rhesus macaques (Macaca mulatta) // Amer. J. Primatol. Vol. 12, N 3. P. 287-298.
Kawai M. 1965. On the system of social ranks in a natural troop of Japanese monkeys // Japanese monkeys. Chicago.
Kawamura S. 1958. The matriarchal social order in macaca fuscata group // Primates. Vol. 1.
Kawamura S. 1965. Matriarchal social ranks in the minoo-B troops // Japanese monkeys. Chicago.
Kayama N. 1970. Changes in dominance rank and division of a wild Japanese monkey troop in Arashiyama // Primates. Vol. 11, N 4.
Kayama N. 1985. Playmate relationships among individuals of the Japanese monkey troop in Arashiyama // Ibid. Vol. 26, N 4. P. 390-406.
Keddy A. C., Horn L. I. 1986. Male-infant interactions in vervet monkeys (Cercopithecus aethiops) // Amer. J. Primatol. Vol. 10, N 4. P. 410.
Kennedy G. E. 1983. A morphometric and taxonomic assessment of a hominine femur from the lower member, Koobi Fora Lake Turkana // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 61, N 4. P. 429-436.
Kerber W. T., Herbert H. J., Vickers J. H. 1979. Establishment of a free-ranging breeding colony of rhesus monkeys. 1 // J. Med. Primatol. Vol. 8, N 1. P. 129-142.
King B. 1986. Extractive foraging and the evolution of primate intelligence // J. Hum. Evol. Vol. 15, N 4.
King G. E. 1975. Socioterritorial units among carnivores and early hominids // J. Anthropol. Res. Vol. 31, N 1.
King G. E. 1980. Alternative uses of primates and carnivores in the reconstruction of early hominid behaviour // Ethol. and Sociobiol. Vol. 1, N 2. P. 99-109.
Kinzey W. G. 1987. A primate model for human mating systems // The evolution of human behavior: Primate models / Ed. M. J. Kinzey. N.Y. P. 105-114.
Kitahara-Frisch J., Noriskoshi K., Hara K. 1987. Use of a bone fragment as a step towards secondary tool use in captive chimpanzee // Primate Rep. Vol. 18. P. 33-37.
Kleiman D. Y. 1973. Monogamy in mammals // Quart. Rev. Biol. Vol. 52. P. 39-69.
Kortlandt A. 1962. Chimpanzees in the wild // Sci. Amer. Vol. 206, N 5.
Kortlandt A. 1986. The use of stone tools by wild-living chimpanzees and earliest hominids // J. Hum. Evol. Vol. 15, N 2.
Kummer H. 1971. Primate societies group techniques of ecological adaptation. Chicago.
Kummer H., Banaja A. A., Ato-Khatwa A. N., Ghandour A. M. 1985. Differences in social behavior between Ethiopian and Arabian Hamadryas baboons // Folia Primatol. Vol. 45. P. 1-8.
Kurland J. A., Gaulin S. J. 1984. The evolution of male parental investment effects of genetic relatedness and feeding ecology on the allocation of reproductive effort // Primate paternalism. N.Y. P. 259-308.

Kuester J., Paul A. 1986. Male-infant relationships in semi-free-ranging barbary macaques (Macaca sylvanus) of Attenberg Salem X, FRG: Testing the «male care» hypothesis // Amer. J. Primatol. Vol. 10, N 4. P. 315-327.
Latimer B., Lovejoy C. 1989. Owen: The calcaneus of Australopithecus afarensis and its implications for the evolution of bipedality // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 78, N 3. P. 369-386.
Lee P. C. 1984. Ecological constraints on the social development of vervet monkeys // Behaviour. Vol. 91, N 4. P. 245-262.
Lee R. 1968. What hunters do for a living or how to make out on scarce resources // Man the hunter. Chicago. P. 46-48.
Leutenegger W., Cheverud J. 1982. Correlates of sexual dimorphism in primates: Ecological and size variables // Intern. J. Primatol. N 3. P. 387-402.
Linnankoski I., Leinonen L. M. 1985. Compatibility of male and female sexual behaviour in Macaca Arctoides // Ztschr. Tierpsychol. Bd. 70, N 1. S. 115-122.
Lippold L. K. 1974. Gestition and birth in the douc langur (Pygathrix nemaeus nemaeus) // Intern. Zoo Yb. Vol. 15.
Lockard J. S. 1980. Studies of human social signals: Theory, method and date // The evolution of human social behavior / Ed. J. S. Lockard. N.Y.; Oxford. P. 1-31.
Lorenz K. Z. 1950. The comparative method in studying innate behaviour patterns // Symp. Soc. Exp. Biol. Vol. 4. P. 221-268.
Lovejoy C. O. 1981. The origins of man // Science. Vol. 211. P. 341-350.
Loy J. 1970. Behavioral responces of free-ranging rhesus monkeys to food shortage // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 3, N 2.
Loy J., Loy K. 1974. Behaviour of all-juvenile groups of rhesus monkeys // Ibid. Vol. 40, N 1. P. 94-95.
Lumsden C. G., Wilson E. O. 1981. Genes, mind and culture: The co-evolutionary process. Cambridge (Mass.); L.
MacKinnon J. R. 1974. The behaviour and ecology of wild orang-utans (Pongo Pygmaeus) // Anim. behav. Vol. 22. P. 3-74.
Maikle D. B., Vessey S. H. 1981. Nepotism among rhesus monkey brothers // Nature. Vol. 259. P. 459-462.
Malik I., Seth P. K., Southwick C. H. 1985. Group fission in free-ranging rhesus monkeys of Tughlaqabad, Northern India // Intern. J. Primatol. Vol. 6, N 4. P. 411-422.
Mansperger M. C. 1990. The precultural human mating system // Hum. Evol. Vol. 5, N 3. P. 245-259.
Marsden H. 1968. Agonistic behavior of young rhesus monkey after changes induced in social rank of their mothers // Anim. Behav. Vol. 16.
Mason W. A. 1986. Behavior implies cognition // Integration scientific disciplines. The Hague. P. 297-307.
Massey A. 1977. Agonistic aids and kinship in a group of pigtail macaques // Behav. Ecol. and Sociobiol. N 2. P. 31-40.
Masters R. D. 1979. Beyond reductionism: Five basic concepts in human ethology // Human ehology, claims and limits of a new discipline / Ed. M. von Cranach et al. Cambridge. P. 265-284.
McGrew W. 1974. Tool-use by wild chimpanzees in feeding upon driver ants // J. Hum. Evol. Vol. 3, N 5. P. 501-503.
McGrew W. 1979. Evolutionary implications of sex differences in chimpanzee predation and tool use // The great apes. Menlo Park.
McGrew W. 1981. The female chimpanzee as a human evolutionary prototype // Woman the gatherer. New Haven.
McGrew W. C. 1987. Tools to get food: The subsistants of Tasmanian aborigines and Tanzanian chimpanzees compared // J. Anthropol. Res. Vol. 43, N 3. P. 247-258.
McGrew W. C. 1989. Why is ape tool use so confusing? // Comparative socioecology: The behavioural ecology of humans and other mammals. L. P. 457-472. (Spec. Publ. Brit. Ecol. Soc.; N 8).
McGrew W. C. 1990. The intelligent use of tools: Twenty propositions: Pap. prep. in adv. for participatns in symp. "Tools, language and intelligence evolutionary implications", Mar. 16-24, 1990. Cascais. 34 p.
McGrew W. C., Boldwin P. J., Tutin C. E. 1981. Chimpanzees in a hot dry and open habitat ME Assirik, Senegal, West African // J. Hum. Evol. N 10. P. 227-244.
McGrew W. C., Roger M. E. 1983. Chimpanzees, tools and termites: New record from Gabon // Amer. J. Primatol. Vol. 5. P. 171-174.

McGuire B. 1988. Effects of cross-fostering on parental behavior of meadow voles (Microtus pennsylvanicus) // J. Mammal. Vol. 69, N 2. P. 332-341.
McMillan C. A. 1989. Male age, dominance and mating success among rhesus macaques // Amer. J. Phys. Anthropol. N 1. P. 83-89.
Mehlman P. 1986. Male intergroup mobility in a wild population of the barbary macaque // Amer. J. Primatol. Vol. 10, N 1.
Melnick D. J. 1987. The genetic consequences of primate social organization: A review of macaques, baboons and vervet monkeys // Genetica. Vol. 73, N 1/2. P. 117-135.
Melnick D. J., Jolly C. J., Kidd K. K. 1984. The genetics of a wild population of rhesus monkeys (M. mulatta): Genetic variability within and between social groups // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 63, N 4. P. 341-360.
Melotti U. 1985. Competition and cooperation in human evolution // The Mankind Quart. Vol. 25, N 4. P. 323-352.
Merritt D. A. 1980. Captive reproduction of the douroucouli and titi monkey // Intern. Zoo Yb. Vol. 20, N 1. P. 52-59.
Michael R. P., Zumpe D. 1970. Rhythmic changes in the copulatory frequency of rhesus monkeys (Macaca mulatta) in relation to the menstrual cycle and comparison with Ruman cycle // J. Reprod. and Fertil. Vol. 21. P. 199-201.
Michael R. P., Zumpe D. 1971. Patterns of reproductive behavior // Comparative reproduction of nonhuman primates / Ed. E.S.E.Hafez. Springfield. P. 205-242.
Miller M., Kling A., Dicks O. 1973. Familial interactions of male rhesus monkeys in semi-free-ranging troop // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 38, N 2.
Mills M., Melhuish E. 1974. Recognition of mother's voice in early infancy // Nature. Vol. 252. P. 123-124.
Missakian E. 1972. Genealogical and cross-genealogical dominance relations in a group of free-ranging rhesus monkeys (Macaca mulatta) on Cayo Santiago // Primates. Vol. 13, N 2.
Missakian E. 1973. The timing of fission among free-ranging rhesus monkeys // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 38, N 2.
Money J. 1980. Love and love sickness. Baltimore.
Moore J. 1984. Female transfer in primates // Intern. J. Primatol. Vol. 5. P. 537-589.
Moore J. 1984. The evolution of reciprocal sharing // Ethol. Sociobiol. Vol. 5. P. 5-14.
Morris D. 1967. The naked apes. N.Y.
Murdock G. P. 1967. Ethnographic atlas // Ethnology. N 9.
Murray R. D., Ewclid O. S. 1983. The role of dominance and intrafamilial bonding in the avoidance of close inbreeding // J. Hum. Evol. Vol. 12, N 5. P. 481-486.
Murray R. D., Smith E. O. 1983. Inbreeding avoidance in captive group of stumptail macaques // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 60, N 2. P. 230.
Murray T., Hollien N., Müller E. 1975. Perceptual responses to infant crying: Maternal recognition and sex judgements // J. Child Language. N 2. P. 199-204.
Nadler R. D. 1976. Sexual cyclicity in captive lowland gorillas // Arch. Sexual Behav. Vol. 5. P. 487-502.
Nadler R. D. 1981. Laboratory research on sexual behaviour of the great apes // Reproductive biology of the great apes: Comparative and biomedical perspectives / Ed. C. E. Graham. N.Y. P. 191-232.
Nadler R. D. 1986. Great ape sexual behaviour: Human implications? // Proc. of the VII World congr. of sexology. Bombay. P. 45-49.
Nadler R. D., Hervidon J. G., Wallis J. K. 1986. Adult sexual behavior: Hormones and reproduction // Behaviour, concervation and ecology. N.Y. Vol. 2a: Comparative primate biology. P. 363-407.
Nadler R. D., Rosenblum L. A. 1973. Sexual behavior of male pigtail macaques in the laboratory // Brain, Behav. and Evol. Vol. 17. P. 18-33.
Niemeyer C. L., Anderson J. R. 1983. Primate harassment of matings // Ethol. and Sociobiol. Vol. 4, N 2. P. 205-220.
Niemeyer C. L., Chamove A. S. 1983. Motivation of harassment of matings in stumptailed macaques // Behaviour. Vol. 87, N 2. P. 299-323.
Nienwenhuijsen R., Bonke-Jansen M., Brockhoujzen E., De Nelf K. J. Van Hooff J. A., Van der Werff J. J., Bosch T. N., Slob A. R. 1988. Behavioral aspects of puberty in grasp-living stumptail monkeys (M. arctoides) // Psychol. and Behav. Vol. 42, N 3. P. 255-264.
Nieuwenhuijsen R., De Nelf K. J., Van der Werff J., Boschten J. J., Slob A. 1987.

Testerone, testis size, seasonality, and behavior in group-living stumptail macaques (M. arctoides) // Hormones and Behav. Vol. 21, N 2. P. 153-169.
Nigi H. 1976. Some aspects related to conception of the Japanese monkey (Macaca fuscata) // Primates. Vol. 17. P. 81-87.
Nishida T. 1979. The social structure of chimpanzees of the mahale mountains // The great apes. Menlo Park.
Nishida T. 1987. Local tradition and cultural transmission // Primate societies. Chicago. P. 462-474.
Nishida T., Hiraiwa H., Hasegawa T., Takahata Y. 1985. Group extinction and female transfer in wild chimpanzees in Mahale national park, Tanzania // Ztschr. Tierpsychol. Bd. 67, N 1/4. S. 284-301.
Nishida T., Hiraiwa-Hasegawa M. 1987. Chimpanzees and bonobos: Cooperative relationships among males // Ibid. P. 165-177.
Nishida T., Uehara S., Nyondo R. 1983. Predatory behavior among wild chimpanzees of the Mahale Mountains // Primates. Vol. 20. P. 1-20.
Noë R. 1986. Lasting alliances among adult male savanah baboons // Primate ontogeny, cognition, and social behaviour. Cambridge. Vol. 3. P. 410.
Norconk M. A. 1986. Mixed-species tamarin monkey troop: Territoriality and long distance vocalizations // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 69, N 2. P. 246.
O'Connell J. F., Hawkes K. 1988. Hadza hunting butchering and bone transport and their archaeological implications // J. Anthropol. Res. Vol. 44. N 2. P. 113-161.
Ohawa H., Dunbar R. E. 1984. Variations in the demographic structure and dynamics of gelada baboon populations // Behav. Ecol. and Sociobiol. Vol. 15, N 3. P. 231-240.
Ohtsuka R. 1989. Hunting activity and aging among the gidra papuans: A biobehavioral analysis // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 80, N 1. P. 31-39.
Oi T. 1988. Sociological study on the troop fission of wild Japanese monkeys (Macaca fuscata Jakui) on Jakushima Island // Primates. Vol. 29, N 1. P. 1-19.
Oppenheimer J. R. 1976. Presbytis entellus: Birth in a free ranging primate troop // Ibid. Vol. 17, N 4. P. 541-542.
Parker C. E. 1978. Opportunism and the rise of intelligence // J. Hum. Evol. Vol. 7. P. 597-608.
Parker C. E. 1979. Intertroop transfer and inbreeding avoidance in Papio anubis // Anim. Behav. Vol. 277. P. 1-36.
Parker S. T. 1976. The precultural basis of the incest taboo // Amer. Anthropol. Vol. 78, N 2.
Parker S. T. 1987. A sexual selection model for hominid evolution // Hum. Evol. Vol. 2, N 3. P. 235-253.
Partridge L., Endler J. 1987. Life history constraints on sexual selection // Sexual selec. test. alternatives: Rep. Dahlem workshop, Berlin, Aug. 31 — Sept. 5, 1986. Chichester etc. P. 265-277.
Paterson J. D. 1973. Ecologically different patterns of aggressive and sexual behavior in two troops of Ugandan baboons P. anubis // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 38. P. 227-232.
Paterson J. D. 1977. Predation cycles in larger primates, a model for the protohominids // Ibid. Vol. 47, N 1.
Patterson F. 1980. Innovative uses of language by a gorilla: A case study // Children's language / Ed. K. Nelson. N.Y. Vol. 2. P. 497-561.
Patterson F. 1984. Gorilla language acquisition // Nat. Geogr. Soc. Res. Rep. Vol. 17. P. 677-700.
Patterson F. 1986. The mind of the gorilla: Conversation and conservation // Primates: The road to selfsustaining populations. N.Y. P. 933-947.
Paul A., Kuester J. 1985. Intergroup transfer and incest avoidance in semifree-ranging barbary macaques (M. sylvanus) at Salem // Amer. J. Primatol. Vol. 8, N 4. P. 317-322.
Peters C. 1979. Toward an ecological model of African pliopleistocene hominid adaptation // Amer. Anthropol. Vol. 81, N 2.
Peters K., Mech D. 1973. Behavioral and intellectual adaptations of selected mammalian predators to the problem of hunting large animals // Socio-ecology and psychology of primates. P. 40-57.
Pfeifer J. 1969. The emergence of man // Man the hunter. N.Y.; L.
Plooij F. X. 1978. Tool-use during chimpanzee's bushpig hunt // Carnivore. Vol. 1, N 2, P. 103—106.

Porter R. H., Moore J. D. 1981. Human kin recognition by olfactory cues // Physiol. and Behav. Vol. 27. P. 493-495.
Potts R. 1987. Transportation of resources: reconstructions of early hominid socioecology: A critique of primate models // The evolution of human behaviour: Primate models / Ed. W. J. Kinzey. N.Y. P. 28-50.
Potts R. 1988-1989. Ecological context and explanations of hominid evolution // Ossa. Vol. 14. P. 99-112.
Pusey A. 1979. Intercommunity transfer of chimpanzees in Gombe national park // The great apes. Menlo Park.
Pusey A. 1980. Inbreeding avoidance in chimpanzees // Anim. Behav. Vol. 28. P. 543-552.
Ransom T. W., Ransom B. S. 1971. Adult male-infant relations among baboons (Papio anubis) // Folis Primatol. Vol. 16. P. 179-195.
Rawai W. 1987. Precultural behaviours in free-ranging Japanese monkeys in Koshima Islet: For the past 25 years // Intern. J. Primatol. Vol. 8, N 5. P. 447.
Reinhardt V., Dodsworth R., Scanlan J. 1986. Altruistic interference shown by the alpha-female of a captive troop of rhesus monkeys // Folia Primatol. Vol. 46, N 1.
Reynolds P. 1981. On the evolution of human behavior. Menlo Park.
Reynolds V. 1975. How wild are the gombe chimpanzees? // Man. Vol. 10, N 1.
Reynolds V. 1986. Primate social thinking // Primate ontogeny, cognition and social behaviour. Cambridge. P. 53-60.
Richards G. 1989. Human behavioural evolution: A physiomorphic model // Curr. Anthropol. Vol. 30, N 2. P. 244-255.
Rodman P. S. 1973. Population composition and adaptive organization among orangutans of the Kutai Reserve // Comparative ecology and behaviour of primates / Ed. R. P. Michael, J. H. Crook. L. P. 171-209.
Rogers A. R. 1986. Kin structure and genetic structure // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 69, N 2. P. 257.
Rowell T. E. 1966. Forest living baboons in Uganda // J. Zool. Vol. 149. P. 344-364.
Rowell T. E. 1967. Variability in the social organization of primates // Primate ethology. L.
Rowell T. E. 1971. Organization of caged groups of Cercopithecus monkeys // Anim. Behav. Vol. 19, N 4. P. 625-645.
Rowell T. E. 1972. Social behavior of monkeys. Harmondsworth.
Rowell T. E. 1984. Beyond the one-male group // Behaviour. Vol. 104, N 3/4. P. 189-201.
Rowell T. E., Chism J. 1986. Sexual dimorphism and mating systems: Jumping to conclusions // Hum. Evol. Vol. 1, N 3. P. 215-219.
Rowlins R. G., Kloster M. J. 1986. Secondary sex ratio variation in the Cayo Santiago macaque population // Amer. J. Primatol. N 10. P. 9-23.
Rumbaugh D. N. 1985. Comparative psychology: Patterns in adaptation // The G. Stanley Hall Lecture Series / Ed. A. M. Rogers, C. J. Scheirer. Wash. (D.C.). Vol. 5. P. 7-53.
Rumbaugh D. M., Savage-Rumbaugh S. 1986. Reasoning and language in chimpanzees // Animal intelligence / Ed. P. J. Hoage, L. Goldman. Wash. (D.C.). P. 57-75.
Sackett G. P., Fredrickson W. T. 1987. Social preferences by pigtailed macaques: Familiarity versus degree and type of kinship // Anim. Behav. Vol. 35, N 2. P. 603-606.
Sade D. S. 1967. Determinants of dominance in a group of free-ranging rhesus monkeys // Social communication among primates. Chicago.
Sade D. S. 1968. Inhibition of son-mother mating among free-ranging rhesus monkeys // Sci. Psychoanal. Vol. 12. P. 18-38.
Sade D. S. 1972. A longitudinal study of social behavior of rhesus monkeys // Functional and evolutionary biology of primates. Chicago.
Shaik C. P. van, Noordwijk M. A. van. 1986. The hidden costs of sociality: Intra-group variation in feeding strategies in Sumatran longtailed macaques (Macaca fascicularis) // Behaviour. Vol. 99, N 3. P. 296-315.
Schaller G. 1963. The mountain gorilla. Chicago.
Schaller G. 1972. The Serengeti Lion. Chicago.
Scheurer J., Thierry B. 1985. A further food-washing tradition in Japanese macaques (Macaca fuscata) // Primates. Vol. 26, N 4. P. 491-494.
Schulman S., Chapais B. 1980. Reproductive value and rank relations among macaque sisters // Amer. Natur. Vol. 115, N 4. P. 580-593.
Schürmann Ch. L., Van Hooff J. A. R. 1986. Reproductive strategies of the orang-utan: New data and the reconsideration of existing sociosexual models // Intern. J. Primatol. Vol. 7, N 3. P. 265-287.

Senut B. 1988-1989. Climbing as a crucial preadaptation for human bipedalism // Ossa. Vol. 14. P. 35-44.
Seyfarth R. 1978. Social relationships among adult male and female baboons // Behaviour. Vol. 64. N 3. P. 227-247.
Sherman P. W. 1980. The limits of ground squirrel nepotism // Sociobiology: Beyond nature / nature? / Ed. G. W. Barlow, J. Silverberg. Boulder (Colo.). P. 505-544.
Shipman P., Walker A. 1989. The costs of becoming a predator // J. Hum. Evol. Vol. 18, N 4. P. 373-392.
Shively C., Clarke S., King N., Schapiro S., Mitchell G. 1982. Patterns of sexual behavior in male macaques // Amer. J. Primatol. N 2. P. 373-384.
Shively C., Mitchell G. 1986. Perinatal behavior of anthropoid primates // Comparative primate biology. N.Y. Vol. 2a: Behavior, conservation and ecology. P. 245-294.
Silk T. B. 1982. Altruism among female Macaca mulatta: Explanation and analysis of patterns of grooming and coalition formation // Behaviour. Vol. 79. P. 162-188.
Simonds P. 1973. Outcast males and social structure among bonnet macaques // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 38, N 1.
Small M. F. 1989. Female choice in nonhuman primates // Yb. Phys. Anthropol. Vol. 32. P. 103-127.
Smith B. H. 1988-1989. Growth and development and it's significance for early hominid behaviour // Ossa. Vol. 14. P. 63-96.
Smith D. Y. 1986. Incidence and consequences of inbreeding in three captive groups of rhesus macaques (Macaca mulatta) // Primates: The road to self sustaining populations. N.Y. P. 857-874.
Smith R. 1977. Primate dominance and aggression: Game theory and the evolution of conflict strategies // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 47, N 1. P. 161.
Southwick C. H., Siddiqi R. 1974. Contrasts in primate social behaviour // BioScience. Vol. 24. P. 398-406.
Speth J. D. 1989. Early hominid hunting and scavenging: The role of meat as as energy source // J. Hum. Evol. Vol. 18. P. 323-343.
Steward K. S., Harcourt A. H. 1987. The influence of help in contests on dominance rank in primates: Hint from gorillas // Anim. Behav. Vol. 35. P. 182-190.
Struhsaker R. T. 1969. Correlates of ecology and social organization among African Cercopithecines // Folia Primatol. Vol. 11. P. 80-118.
Strum S. C. 1983. Use of females by male olive baboons (Papio anubis) // Amer. J. Primatol. Vol. 5, N 1. P. 93-109.
Strum S. C., Mitchell W. 1987. Baboons: baboon model and muddles // The evolution of human behaviour: Primate models / Ed. W. J. Kinzey. N.Y. P. 87-104.
Sugiyama G. 1985. The brushstick of chimpanzees found in south-west Cameroon and their cultural characteristics // Primates. Vol. 26. P. 361-374.
Susman R. 1987. Chimpanzees: Pygmy chimpanzees and common chimpanzees: Models for the behavioural ecology of the earliest hominids // The evolution of human behaviour: Primate models / Ed. W. J. Kinzey. N.Y. P. 72-86.
Susman R. 1988. Hand of Paranthropus robustus from Member I, Swartkrans: fossil evidence for tool behaviour // Science. Vol. 240. P. 781-784.
Susman R., Stern J., Jungers W. 1984. Arboreality and bipedality in Hadar hominids // Folia Primatol. Vol. 43. N 2/3.
Suzuki A., 1975. The origin of hominid hunting // Socioecology and psychology of primates. P. 110-143.
Tanner N. M. 1987. Gathering by females: The chimpanzees model revised the gathering hypothesis // The evolution of human behaviour: Primate models / Ed. W. J. Kinzey. N.Y. P. 3-27.
Taub D. 1980. Female choice and mating strategies among wild barbary macaques // The macaques. N.Y.
Taylor L., Syssman R. W. 1985. A preliminary study of kinship and social organization in a semi-free-ranging group of Lemur catta // Intern. J. Primatol. Vol. 6, N 6. P. 601-614.
Taylor P. D. 1988. An inclusive fitness model for dispersal of offspring // J. Theor. Biol. Vol. 130, N 3. P. 363-378.
Teleki G. 1974. Chimpanzee subsistence technology: Materials and skills // J. Hum. Evol. Vol. 3. P. 575-594.

Teleki G. 1975. Primate subsistence patterns: Collector-predators and gatherer-hunters // Ibid. Vol. 4. P. 125-184.
Tembrock G. 1981. Biosocial aspects of human evolution // Abh. Akad. Wiss. DDR. Abt. Math., Naturwiss., Techn. N 11.
Tembrock G. 1983. Biosocial aspects of human evolution // Ibid. N 11. P. 315-322. Discuss.: P. 322-323.
Tembrock G. 1987. Biologische Grundlagen menschlichen Verhaltens // Biol. Zbl. Bd. 106, N 1.
Tenner N. M. 1987. The chimpanzee model revisited and the gathering hypothesis // The evolution of human behavior: Primate models /Ed. M. J. Kinzey. N.Y. P. 3-27.
Terborgh J. 1986. The social systems of New World primates: An adaptationist view // Primate ecology and conservation. N.Y. P. 199-211.
Thierry B., Herrenschmidt N. 1985. A case of "transient adoption" in captive group of tonkean macaques (Macaca tonceana) // Lab. Primate Newslett. Vol. 24, N 3. P. 1-3.
Thorpe W. H. 1974. Animal nature and human nature. L.; N.Y.
Treford B. 1981. Nondesertion of a post-reproductive rhesus female by adult male kin // J. Mammal. Vol. 63, N 3. P. 638-639.
Tiger L., Fox R. 1980. The zoological perspective in social science // Perspectives on human evolution / Ed. Sh. Washburn. P. 348-357.
Togue R. C., Lovejoy C. O. 1986. The bostetic pelvis of A.L. 288-1 (Lucy) // J. Hum. Evol. Vol. 15. P. 237-257.
Tooby J., De Vore I. 1987. The reconstruction of hominid behavioral evolution through strategic modelling // The evolution of human behavior: Primate models / Ed. W. J. Kinzey. N.Y.
Trivers R. L. The evolution of reciprocal altruism // Quart. Rev. Biol. Vol. 46. P. 35-37.
Trivers R. L. 1972. Parental investment and sexual selection // Sexual selection and the descent of man / Ed. B. Campbell. Chicago. P. 136-179.
Trollope J., Blurton-Jones N. G. 1975. Aspects of reproductive behaviour in M. arctoides // Primates. Vol. 16. P. 191-205.
Tsumori A. 1967. Newly acquired behavior and social interactions of Japanese monkeys // Social communication among primates. Chicago. P. 207-219.
Tutin C. E. 1980. Reproductive behavior of wild chimpanzees in Gombe national park, Tanzania // J. Reprod. and Fertil. Vol. 28, suppl. P. 43-57.
Uechara Sh. 1986. Sex and group differences in feeding on animals by wild chimpanzees in Mahale Mountains national park, Tanzania // Primates. Vol. 27, N 1. P. 1-13.
Uechara Sh. 1988. Grouping patterns of wild pygmy chimpanzees (Pan paniscus) observed at a march grassland amidst the tropical rain forest of Yalosidi, Republic of Zaire // Ibid. Vol. 29, N 1. P. 41-52.
Ullrich W. 1970. Geburt und naturliche Geburtshilfe beim Orangutan // Zool. Gart. Bd. 39. N 1/6. S. 284-289.
Vandenbergh J. 1967. The development of social structure in free-ranging rhesus monkeys // Behaviour. Vol. 29, N 1.
Van Hooff J.A.R.A. 1976. The comparison of facial expression in man and higher primates // Methods of inference from animal to human behaviour / Ed. N. Cranach. Chicago. P. 165-196.
Van Hooff J.A.R.A. 1986. Behavior requirements for self-susteining primate populations — some theoretical considerations and a closer look at social behavior // Primates: the road to self-sustaining populations. N.Y. P. 307-317.
Van Hooff J.A.R.A. 1988. Sociality in primates: A compromise of ecological and social adaptation strategies // Perspectives in the study of primates. Coseuza. P. 9-23.
Vessey S. H. 1973. Night observations of free-ranging rhesus monkeys // Amer. J. Phys. Anthropol. Vol. 38, N 6. P. 613-620.
Vessey S. H. 1984. Dominance among rhesus monkeys // Polit. Psychol. Vol. 5, N 4. P. 623-628.
Vore J. de, Washburn Sh. 1963. Baboon ecology and human evolution. Chicago.
Vrba E. S., Denton G. H., Prentice M. L. 1988-1989. Climatic influences on early hominid behaviour // Ossa. Vol. 14. P. 127-156.
Waal F. de. 1982. Chimpanzee politics: Power and sex among apes. N.Y.
Waal F. de. 1984. Sex differences in the formation of coalitions among chimpanzees // Ethol. and Sociobiol. Vol. 5, N 4. P. 239-255.

Waal F. de, Luttrell L. 1976. The similarity principle underlying social bonding among female rhesus monkeys // Folia Primatol. Vol. 46. P. 215-234.
Waal F. de, Luttrell L. M. 1989. Toward a comparative socioecology of the genus Macaca: Different dominance styles in rhesus and stumptail monkeys // Amer. J. Primatol. Vol. 19. P. 83-109.
Waal F.B.M. de, Ren R. M. 1988. Comparison of the reconciliation behavior of stumptail and rhesus macaques // Ethology. Vol. 78, N 1. P. 129-142.
Wade T. D. 1979. Inbreeding, kin selection and primate social evolution // Primates. Vol. 20, N 4. P. 355-370.
Wallis J. 1982. Sexual behavior of captive chimpanzees (Pan troglodytes): Pregnant vs. cycling females // Amer. J. Primatol. N 3. P. 77-88.
Walters J. R., Seyfarth R. M. 1987. Conflict and cooperation // Primate societies. Chicago. P. 306-317.
Wasser S. K. 1983. Reproductive competition and cooperation among female yellow baboons // Social behavior of female vertebrates. N.Y. P. 349-390.
Watts D. P. 1985. Relations between group size and composition and feeding competition in mountain gorilla groups // Anim. Behav. Vol. 33, No. 1. P. 72-85.
Weber A. W., Vedder A. L. 1983. Population dynamics of virunga gorillas // Biol. Conserv. Vol. 26. P. 341-366.
Weiss F. 1981. Kinder schildren ihren Alltag. Basel.
Welker C., Schafer-Witt C. 1987. On the carrying behaviour of basic South American primates // Hum. Evol. Vol. 2, N. 5. P. 459-473.
Wells P. A. 1987. Kin recognition of humans // Kin recognition in animals / Ed. D. J. C. Fletcher, Ch. D. Michener. Chichester; N.Y. P. 395-416.
Westergaard G. Ch. 1988. Lion-tailed macaques (Macaca silenus) manufacture and use tools // J. Comp. Psychol. Vol. 102, N. 2. P. 152-159.
Westermark E. 1901. The history of human marriage. N.Y.
Wheatley B. 1988. Cultural behavior and extractive foraging in macaca fascicularis // Curr. Anthropol. Vol. 29, N. 3.
Wheeler P. 1985. The loss of functional body hair in man: The influence of thermal environment, body form and bipedality // J. Hum. Evol. Vol. 14. P. 23-28.
Whitesides G. H. 1985. Nut cracking by wild chimpanzees in Sierra Leone, West Africa // Primates. Vol. 26, N. 1. P. 91-94.
Whitten P. L. 1983. Diet and dominance in female vervet monkeys Cercopithecus aethiops // Amer. J. Primatol. N. 5. P. 139-159.
Wilson A., Goldizen A. W. 1987. Facultative polyandry and the role of infant carrying in wild saddle-back tamarins // Behav. Ecol. and Sociobiol. Vol. 20, N. 2. P. 99-109.
Wilson E. O. 1975. Sociobiology: The new synthesis. Cambridge.
Wilson E. O. 1984. Biophilia. Cambridge (Mass.); L.
Wilson E. O. 1987. Kin recognition: An introductory synopsis // Kin recognition in animals / Ed. D. J. C. Fletcher, Ch. D. Michener. Chichester; N.Y. P. 7-18.
Wilson M. E., Gordon Th. P., Bernstein I. S. 1978. Timing of births and reproductive success in rhesus monkey social groups // J. Med. Primatol. Vol. 7. P. 207-212.
Wolf A. 1966. Childhood association, sexual attraction and the incest taboo: A chinese case // Amer. Anthropol. Vol. 68, N. 4.
Woodburn J. 1982. Egalitarian societies // Man. Vol. 17. P. 431-451.
Woodburn J. 1988. African hunter-gatherer social organization: Is it best understood as a product of encapsulation? / Ed. T. Irgoto et al. Oxford. P. 31-64.
Wrangham R. W. 1979. Sex differences in chimpanzee dispersion // The great apes. Menlo Park.
Wrangham R. W. 1987. African apes: The significance of african apes for reconstructing hominid social evolution // The evolution of human behaviour: Primate models / Ed. W. J. Kinzey. N.Y. P. 51-71.
Wright P. C. 1984. Biparental care in aotus trivirgatus and callicebus moloch // Female primates: Studies by women primatologists. N.Y. P. 59-79.
Wright R. V. S. 1972. Imitative learning of a flaked stone technology—the case of an orangutan // Mankind. Vol. 8, N. 4.
Wynn T., McGrew W. C. 1989. An ape's view of the oldowan // Man. Vol. 24. P. 383-398.
Zihlman A., Tanner N. 1978. Gathering and the hominid adaptation // Female hierarchies. Chicago.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Научное издание

Марина Львовна Бутовская

Лев Абрамович Файнберг

У ИСТОКОВ ЧЕЛОВЕЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Поведенческие аспекты эволюции человека

Утверждено к печати
Институтом этнологии
и антропологии РАН

Редактор издательства Н. Г. Ларгина
Художник Л. А. Рабенау
Художественный редактор Н. Н. Михайлова
Технический редактор З. Б. Павлюк
Корректор Р. В. Молоканова

Сдано в набор 29.01.93
Подписано к печати 06.05.93
Формат $60 \times 90^1/_{16}$
Гарнитура таймс
Печать офсетная
Усл. печ. л. 16,0. Усл. кр. отт. 16,3. Уч.-изд. л. 19,47
Тираж 600 экз. Тип. зак. 246

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство «Наука»
117864 ГСП-7, Москва, В-485
Профсоюзная ул., 90.

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я тип. издательства «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9-я линия, 12